PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK,
R. HARDER-GÖTTINGEN, **W. SCHUMACHER**-BONN, **G. TISCHLER**-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND **OTTO RENNER**

42. BAND, 6. (SCHLUSS-)HEFT
MIT 46 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 26. NOVEMBER 1953)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1953

Planta (Berl.)

Preis DM 18.60

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler.* Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim,* oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251
und
Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer Ltd., 242 Marylebone Road, London N.W. 1

---

42. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 6. (Schluß-)Heft

Seite

Ullrich, J., Variationsstatistische Untersuchungen an Bastfasern. Mit 4 Textabbildungen 465

Pochmann, A., Struktur, Wachstum und Teilung der Körperhülle bei den Eugleninen. Mit 42 Textabbildungen 478

Planta, Bd. 42, S. 465—477 (1953).

Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule Aachen.

VARIATIONSSTATISTISCHE UNTERSUCHUNGEN AN BASTFASERN.

Von

JOHANNES ULLRICH.

Mit 4 Textabbildungen.

(Eingegangen am 30. April 1953.)

I. Einleitung.

Die Variabilität der Organismen und ihrer Merkmale folgt nur selten der Binomialkurve. Schon JOHANNSEN hatte in seinen „Elementen der exakten Erblichkeitslehre" betont: „in Wirklichkeit dürfte kaum eine Variationskurve ganz symmetrisch sein", und FECHNER (1897) wies darauf hin, daß die Asymmetrie oft verschwinde, wenn statt der üblichen numerischen eine logarithmische Einteilung der Größenunterschiede gewählt wird. SCHILDER (1949) demonstrierte dann an der Längenvariabilität der Tiere die stete Asymmetrie dieser Variationskurven und deutet den Befund dahin, daß diese Reihen durch multiplikativen und nicht durch additativen Einfluß gleicher Ursachen zustande kommen. Das machte eine entsprechende mathematische Behandlung der Variationsreihen notwendig, da die bisherige Mittelwertsberechnung additativ erfolgte und ebenso die Berechnung der Standardabweichung, des Variationskoeffizienten usw. auf der Annahme einer arithmetischen Normalverteilung beruhte. Wie SCHILDER (1950) und ULLRICH (1951) dann nachwiesen, folgt die Korrelation zwischen Körpergröße und Organzahl einer Potenzkurve, was ebenfalls einer geometrischen Variation beider Merkmale gleichkommt. WACHOLDER (1952) konnte schließlich in einer grundlegenden Untersuchung mit Hilfe des Wahrscheinlichkeitsnetzes nach DAEVES und BECKEL die Unterschiede zwischen arithmetischer und geometrischer Normalverteilung graphisch darstellen. Damit war aber die Unzulänglichkeit der auf der Zufallsstreuung von GAUSS beruhenden biostatistischen Axiome erwiesen. SCHILDER (1949) hielt die Körperlänge der Tiere zum Studium der Asymmetrie für besonders geeignet und betonte, auch zählbare Merkmale, Organe von Pflanzen und Tieren, verhielten sich ebenso. Wie kürzlich gezeigt werden konnte (ULLRICH 1953), trifft das für Blütenorgane nicht zu. Hier erfolgt die Variabilität nur in bestimmten, $\pm$ engen Grenzen, daher ist der Verlauf der Kurve und die Lage der Gipfel innerhalb dieses Bereiches durch Ernährungsfaktoren modifizierbar, sofern nicht überhaupt eine weitgehende zahlenmäßige Festlegung eines „typischen"

Wertes oder Stellungsverhältnisse (BRAUN-SCHIMPERsche Reihe bei Compositen) bestimmend sind. Anders verhalten sich die in weiten Grenzen stark variable Länge der Pflanzen und die auf der Längsachse befindlichen Organe, was dadurch erwiesen wurde, daß die Beziehungen zwischen Körpergröße und Organzahl einer Potenzkurve folgen (ULLRICH 1951); bei Verwendung logarithmischer Einteilung auf Abszisse und Ordinate wird diese Korrelation gradlinig. In weiten Grenzen variabel sind auch prosenchymatische Zellelemente, zu einer Untersuchung sind besonders die primären Bastfasern geeignet.

Von TAMMES (1907) wurde erstmalig für die Bastfasern vom Flachs eine schiefe Variationskurve angegeben. Es handelt sich um eine positive Asymmetrie, d. h. die Variationskurve steigt links vom Gipfel auf der dem Nullpunkt zugekehrten Seite steil an und fällt nach rechts flacher ab, mit anderen Worten, die Zahl der kurzen Fasern übertrifft die der langen. Das wurde auch von SCHOCH-BODMER und HUBER (1951) erneut bestätigt. Sie diskutieren die Ursache für diese schiefe Verteilung und halten es, im Anschluß an Untersuchungen von CELÂL (1936), für möglich, daß eine Anzahl kleinerer Fasern im Innern von größeren entständen. Sie meinen: „Statistisch läßt sich wohl kaum einwandfrei feststellen, ob ein Teil der Kurzfasern aus ursprünglich längeren entstanden ist." Wie die nun zu besprechenden Untersuchungen zeigen werden, ist die schiefe Variationskurve der Bastfasern auf statistischem Wege eindeutig klärbar, ohne daß eine Annahme des Entstehens kleiner aus großen Fasern notwendig ist.

II. Material und Methoden.

Es war damit zu rechnen, daß bei der Anordnung der Bastfasern in kompakten Bündeln die peripheren, an das umgebende Rindenparenchym grenzenden Fasern bezüglich ihres Längenwachstums anderen Bedingungen unterliegen als diejenigen innerhalb des Bündels. Daher wurden zum Vergleich mit der Längenvariabilität der Fasern von *Linum usitatissimum* L. — Faserlein „Daros" (für Überlassung von Material und Saatgut habe ich Herrn Dr. GARBER, Hamburg, zu danken) — mit kompakten Bündeln die Fasern von *Urtica dioica* L. mit einer lockeren, diffusen Anordnung — die Fasern liegen einzeln oder in kleinen Gruppen in der Rinde — untersucht. Außerdem sollten mehrere Vertreter einer Familie miteinander verglichen werden. Es wurden einige Asclepiadaceen ausgewählt: *Asclepias syriaca* L., *Asclepias curassavica* L., *Vincetoxicum officinale* L. und *Vinca minor* L. Zwischen *Asclepias* und *Vincetoxicum* bestehen bezüglich der Fasern entwicklungsgeschichtliche Unterschiede, auf die später einzugehen ist. Schließlich wurden auf nährstoffarmem Sand Kümmerpflanzen von *Linum* herangezogen, um den Einfluß der Ernährung auf die Längenvariabilität der Fasern zu unter-

suchen. Die Fasern wurden aus 10 cm, bei Flachs 15 cm langen Stengelstücken der Stengelmitte durch Kochung mit 1%iger Kalilauge entsprechend der Fasergehalts-Bestimmungsmethode von BREDEMANN (1922) isoliert und je 200 (bei Flachs 500) Fasern bündelweise aufgemessen. Das Messen erfolgte in üblicher Weise, indem die nassen Fasern auf einer Glasplatte ausgestreckt und über einem Maßstab die Länge nach vollen Millimetern abgelesen wurde. Jede Faser wurde unter dem Mikroskop der ganzen Länge nach, unter besonderer Berücksichtigung der Spitzen, auf Vollständigkeit geprüft.

Trotzdem die schiefe Variabilität der Bastfasern seit TAMMES (1907) bekannt ist, ist es nach wie vor üblich, den Mittelwert der Faserlänge arithmetisch zu berechnen. Das arithmetische Mittel, ebenso wie die Streuung oder Standardabweichung, setzen jedoch eine symmetrische Verteilung der Plus- und Minusvarianten voraus. Deshalb ist nach SCHILDER (1949) bei schiefer Variabilität das arithmetische Mittel $M = \frac{\Sigma p \cdot V}{n}$ durch das geometrische Mittel zu ersetzen:

$$M' = \sqrt[n]{V_1^{p_1} \cdot V_2^{p_2} \cdot V_3^{p_3} \cdots}$$

Diese Berechnung ist umständlich, SCHILDER (1949) schlägt deshalb auf Grund des FECHNERschen Proportionalitätsgesetzes die Berechnung des Mittels aus den Viertelgrenzen nach JOHANNSEN (q_1 und q_2) vor. Dann ist das Mittel (Meson) statt M:

$$Mes = \sqrt{q_1 \cdot q_3}.$$

Das Streuungsmaß ist statt σ:

$$\tau = \sqrt{(q_3 - Mes) \cdot (Mes - q_1)}$$

und der Variationskoeffizient statt V:

$$\varkappa = 100\,\tau : Mes.$$

Die Asymmetrie ist aus dem Mittel und den Viertelgrenzen zu berechnen:

$$\alpha = (q_3 - Mes) : (Mes - q_1),$$

das ist gleich $\sqrt{q_3 : q_1}$.

Wir ziehen als Maß der Variationsbreite ebenfalls die Berechnung aus den Viertelgrenzen $100\,q_3 : q_1$ gegenüber der Berechnung aus den Extremwerten $100\,ma : mi$ vor. Bei dieser Berechnung der Variationsbreite ergibt sich eine geradlinige Beziehung zwischen Asymmetrie und Variationsbreite.

Die obigen Berechnungsmethoden sind nur an Variabilitätsreihen durchführbar und gültig, denen eine geometrische Normalverteilung zugrunde liegt. Der Nachweis für das Vorliegen einer geometrischen Verteilung erfolgt am einfachsten auf graphischem Wege mit Hilfe des Wahrscheinlichkeitsnetzes nach DAEVES und BECKEL; entsprechende Papiere werden von der Firma Schleicher & Schüll, Einbeck (Hannover) unter der Nr. 297½ A 3 hergestellt.

III. Untersuchungen.

Die Längenvariabilität der Pflanzen ist geometrischer Art. Das ergab sich bereits aus der Untersuchung über die Beziehungen zwischen Körpergröße und Organzahl (ULLRICH 1951), ohne daß in dieser Untersuchung die Längenvariabilität der Pflanzen eine gesonderte Darstellung erfuhr. Deshalb soll einleitend die Längenvariabilität von *Lactuca scariola* L. zur Darstellung kommen. Das Material muß von einem möglichst eng begrenztem Areal stammen, da hier anzunehmen ist, daß

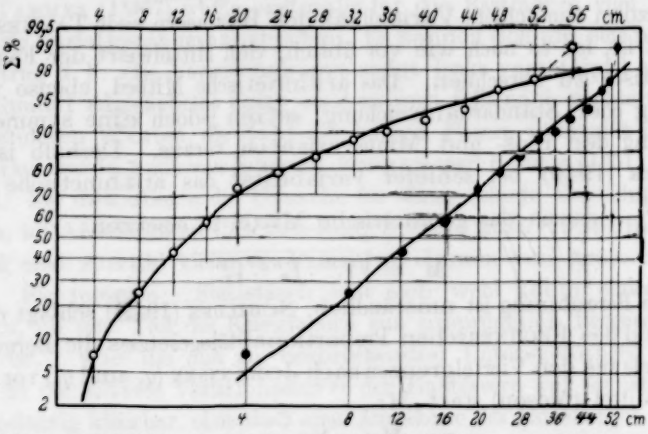

Abb. 1. Längenvariabilität von 167 *Lactuca scariola*-Pflanzen im Wahrscheinlichkeitsnetz. Summenprozentkurve bei numerischer (o—o) und logarithmischer (●—●) Längeneinteilung. Geometrische Normalverteilung.

das Kollektiv bei annähernder Konstanz der übrigen Faktoren nur unter Einfluß eines Faktors, nämlich der mineralischen Ernährung, variiert. Es wurden 167, von einem 2 Quadratmeter großen Trümmerschuttareal stammende Pflanzen untersucht. Die Länge ist in weiten Grenzen variabel, das Größenverhältnis der extremen Exemplare betrug bei Lactuca 1:46,5. Weit größere Extremwerte ergaben sich bei *Erigeron canadensis:* einem Zwerg von wenig mehr als 5 mm Länge ohne Blütenköpfchen stand ein Riese von 1360 mm Länge gegenüber; das ist ein Größenverhältnis von 1:270, jedoch stammten diese Pflanzen nicht aus einem einzigen, eng begrenzten Areal.

SCHILDER (1949) hat bei den schiefen Kurven der Längenvariabilität der Tiere die geometrische Verteilung ohne weiteres angenommen, eine Überprüfung ist jedoch auf graphischem Wege durch Darstellung der Summenprozentkurve im Wahrscheinlichkeitsnetz nach DAEVES und BECKEL, dessen theoretische Ableitung in der Arbeit von WACHOLDER (1952) zu finden ist, möglich. Bei Vorliegen einer geometrischen Normalverteilung erhält man, unter Verwendung einer numerischen Längeneinteilung auf der Abszisse, eine gekrümmte Kurve. Bei arithmetischer

Normalverteilung würde man bereits hier eine gerade Linie erhalten, die bei geometrischer Verteilung erst unter Verwendung einer logarithmischen Einteilung der Abszisse erscheint. Der veränderte Maßstab des Wahrscheinlichkeitsnetzes bringt eine starke Überbetonung der Kurvenenden mit sich, hier befinden sich das erste und letzte Summenprozent auf einer Strecke, die im mittleren Kurvenabschnitt fast 50 Summenprozent umfaßt. Die Endwerte sind, da sich hier die geringsten Frequenzen finden, außerdem am wenigsten gesichert. In der Statistik gelten die extremen 2,5 Summenprozent als abberant. Daher gestattet das Wahrscheinlichkeitsnetz nur eine Überprüfung des allerdings entscheidenden mittleren Kurvenbereiches.

Die Längenvariabilität von *Lactuca scariola* ist als Summenprozentkurve in Abb. 1 dargestellt. Es liegt eindeutig eine geometrische Normalverteilung vor, die Asymmetrie der Variationsreihe berechnet sich mit $\alpha = 1{,}593$. Mediane $Med = 15{,}75$ cm, $M = 16{,}66$ cm und $Mes = 15{,}68$ cm.

Dieser geometrische Verteilungsmodus der Stengellänge findet sich nun in gleicher Weise bei der Längenvariabilität der primären Bastfasern.

a) Längenvariabilität der Bastfasern.

Die untersuchten Bastfasern sind procambialen Ursprungs. Das wurde für Flachs von Winter (1909), für *Urtica* von Illies (1948) und für *Asclepiadaceen* von Ullrich (1950) nachgewiesen. Tammes zeigte wohl erstmalig das primäre Erstarkungswachstum des Vegetationspunktes bei Dicotylen am Beispiel des Leins. Der Vegetationspunkt bildet zu verschiedenen Zeiten eine verschieden große Zahl von Fasern, es nimmt die Anzahl der Fasern nach der Mitte des Sprosses hin zunächst zu, um dann wieder abzunehmen. Im Anschluß an Tammes wurde von einer Periodizität der Vegetationspunkt-Tätigkeit gesprochen, die auch bei *Urtica*, *Asclepiadaceen* und *Apocynaceen* vorliegt. Es ist also notwendig, die auf gleicher Stengelhöhe liegenden Fasern zu messen, denn mit der Faserzahl unterliegt auch die Faserlänge einem gleichen Wechsel. Die Variationsreihen der Faserlängen von *Linum* in verschiedener Stengelhöhe demonstrieren diese Verhältnisse:

Tabelle 1. *Längenvariabilität der Bastfasern von Linum.*

	Länge mm															
	2,5	7,5	12,5	17,5	22,5	27,5	32,5	37,5	42,5	47,5	52,5	57,5	62,5	67,5	72,5	102,5
p-% Spitze	7,0	*30,5*	24,5	10,0	6,0	5,5	4,5	4,5	3,5	2,0	1,0	0,5	—	0,5	—	—
p-% Mitte	4,5	16,5	*23,5*	17,0	12,0	7,5	6,5	3,0	1,0	3,5	1,0	1,0	1,0	0,5	0,5	0,5
p-% Basis	6,5	*32,5*	24,0	13,0	7,0	6,5	5,0	3,5	2,0	1,0	—	—	—	—	—	—

Es wurde errechnet und gefunden:

	Maßeinheit mm				
	M	*Mes*	α	*mi*	*ma*
Spitze	15,43	12,65	1,680	1,0	66,5
Mitte	20,48	16,53	1,523	2,5	101,0
Basis	16,73	13,38	1,581	1,0	49,0

Die starke Asymmetrie der Reihen veranschaulicht die Unmöglichkeit der Berechnung eines arithmetischen Mittels *M*, die Werte des geometrischen Mittels *Mes* liegen erheblich unter *M*. Die Variationsbreite *(ma, mi)* ist an der Spitze und Basis geringer, die Asymmetrie α ist dort größer. Der letzte Befund ist ohne weiteres zu erwarten, da durch die Abnahme der mittleren Faserlänge der Gipfel zum Nullpunkt verschoben wird. Es war daher auch anzunehmen, daß bei schlechter Ernährung mit Abnahme der Faserlänge eine Zunahme der Asymmetrie erfolgt. Auf nährstoffarmem Sand gewachsener Lein, der nur die halbe Stengellänge der ausgewerteten Normalpflanze besaß, zeigte:

mm	1,25	3,75	6,25	8,75	11,25	13,75	16,25	18,75	21,25	23,75	26,25
p-%	10,5	31,5	18,0	11,5	10,0	5,5	6,0	3,5	2,0	1,0	0,5

M	*Mes*	α	*mi*	*ma*
7,61	6,30	1,725	1,0	27,0

Interessant ist der Vergleich des von mir untersuchten Faserlein „Daros" mit dem von TAMMES 1907 untersuchten Rigaer Flachs. Bei Daros beträgt die Asymmetrie im mittleren Sproßabschnitt $\alpha = 1{,}523$, bei Rigaer Flachs nach TAMMES errechnet sich $\alpha = 1{,}552$, also eine recht gute Annäherung.

Den einwandfreien Nachweis, daß hier bei der Längenvariabilität der Flachsfasern tatsächlich eine geometrische Normalverteilung vorliegt, erbringt die Darstellung der Summenprozentkurve im Wahrscheinlichkeitsnetz (Abb. 2). Bei numerischer und logarithmischer Abszisseneinteilung zeigt diese eindeutig das Vorliegen der geometrischen Verteilung, d. h. also, die Faserlänge kommt beim Flachs durch multiplikativen Einfluß gleicher Ursachen zustande und es bedarf keiner anderweitigen Erklärungen für das Zustandekommen der Asymmetrie, wie sie von SCHOCH-BODMER und HUBER (1951) angedeutet wurde. Der dargestellten Summenprozentkurve liegen 524 Fasern zugrunde.

Es ist in der Biostatistik üblich, einen gewissen Prozentsatz der Individuen an den Enden der Variationsreihen als abnorm abzugrenzen. Von GÜNTHER (1935) wurden 5% vorgeschlagen, WACHOLDER (1952) betrachtet die mittleren 95% des biologischen Variationsbereiches als Normbereich. Wie bereits an anderer Stelle (ULLRICH 1953) ausgeführt

wurde, ist der biologische Variationsbereich zumeist unbekannt und kaum bestimmbar. Es ist notwendig von dem Variationsbereich des jeweiligen, untersuchten Kollektivs auszugehen. Wie aus der logarithmischen Darstellung der Summenprozentkurve der Faserlängen vom Flachs im Wahrscheinlichkeitsnetz ersichtlich ist, weichen die letzten 2,5 Summenprozent vom geradlinigen Verlauf ab, es erweist sich hier auf graphischem Wege die Berechtigung der 2,5%-Grenze. In der ersten

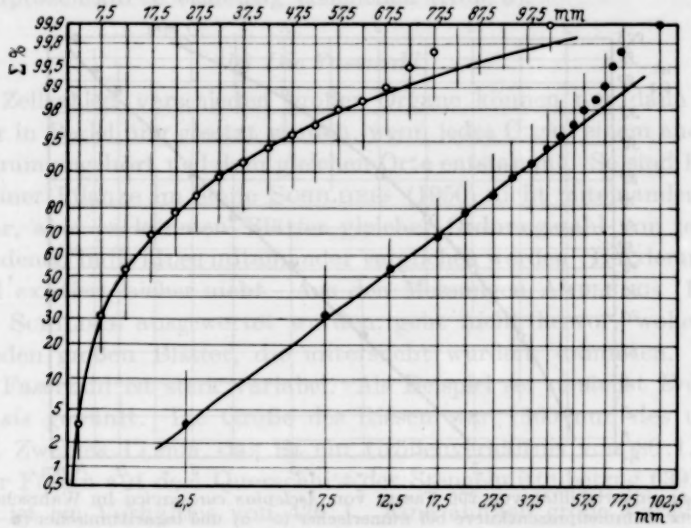

Abb. 2. Längenvariabilität von 524 Fasern von *Linum usitatissimum* im Wahrscheinlichkeitsnetz. Summenprozentkurve bei numerischer (o—o) und logarithmischer (●—●) Längeneinteilung. Geometrische Normalverteilung.

Größenklasse ergeben sich oft bei asymmetrischer Variabilität noch Abweichungen, wenn diese Klasse durch einen höheren Prozentsatz von Individuen vertreten ist. Da bei schiefer Verteilung die Varianten geringer Größe sehr stark vertreten sind, entspricht die Klassenmitte der ersten Größenklasse oft nicht dem errechenbaren Mittelwert dieser Klasse, dieser liegt dann höher. Der erste Kurvenpunkt müßte also weiter nach links rücken (s. hierzu Abb. 1 und 3). Diese Ungenauigkeit wäre auszugleichen durch die Wahl kleinerer Klassen, was jedoch zu Unstimmigkeiten in den gering besetzten hohen Klassen führen würde.

Eine gleiche schiefe Verteilung wie die Flachsfasern zeigen die Fasern von *Urtica dioica*; es ist für die Längenvariabilität der Bastfasern ohne Belang, ob diese in geschlossenen Bündeln oder einzeln und in kleinen Gruppen in der Rinde angeordnet sind. Der Asymmetriegrad liegt etwas höher als bei Flachs, er beträgt $\alpha = 1{,}612$. Der Vergleich einiger *Asclepiadaceen* zeigt ebenfalls das Vorliegen einer positiven Asymmetrie. Offensichtlich zeigen die Fasern innerhalb eines Bündels

gewisse ontogenetische Unterschiede. TAMMES (1907) hatte beim Flachs gefunden, daß infolge der genetischen Reihenfolge die nach außen gelegenen Fasern im Bündel als die älteren zuerst ihr Längenwachstum einstellen und daher auch zuerst die sekundäre Membran auflegen. *Asclepias*-Arten zeigen ebenfalls den Beginn der Wandverdickung am Außenbogen des Bündels, s. Abb. 2 meiner früheren Arbeit (ULLRICH 1950). Im Gegensatz dazu beginnt die Wandverdickung in den Faser-

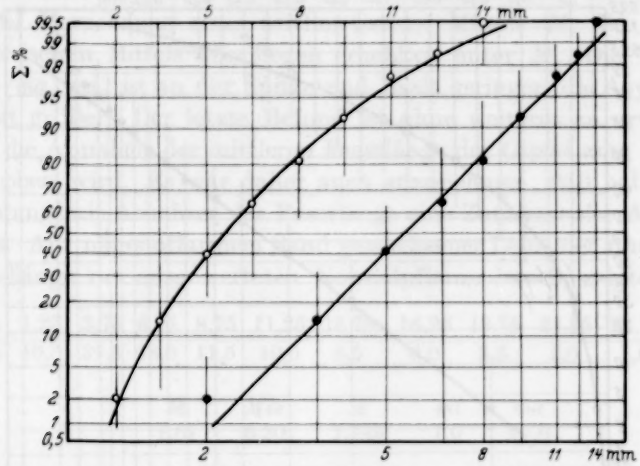

Abb. 3. Längenvariabilität von 200 Fasern von *Asclepias curassavica* im Wahrscheinlichkeitsnetz. Summenprozentkurve bei numerischer (o—o) und logarithmischer (●—●) Längeneinteilung. Geometrische Normalverteilung.

bündeln von *Vincetoxicum officinale* an der Peripherie rings um das Bündel zugleich und schreitet nach dem Zentrum des Bündels fort. Es existiert hier also kein Unterschied zwischen Außen- und Innenbogen des Bündels wie bei *Linum* und *Asclepias*, sondern ein solcher zwischen Peripherie und Zentrum. Diese Erscheinung bedarf noch einer entwicklungsgeschichtlichen Klärung. Hier ist dieser Unterschied nur insofern interessant und bemerkenswert, als dadurch die Längenvariabilität der Fasern völlig unberührt bleibt. Es wurden gefunden:

Tabelle 2.

	Maßeinheit n m				
	M	*Mes*	α	*mi*	*ma*
Asclepias curassavica . .	6,41	6,01	1,341	2,0	14,5
Asclepias syriaca	17,73	16,55	1,335	7,5	41,0
Vincetoxicum officinale .	9,04	8,39	1,314	2,0	23,0
Vinca minor	3,85	3,64	1,301	1,0	8,5

Die Asymmetriegrade für die vier *Asclepiadaceen* sind von einer überraschenden Annäherung; als mittlerer Asymmetriegrad läßt sich α mit 1,32 angeben. Diese Annäherung besteht trotz der völlig unterschiedlichen Variationsbereiche, die auch in den starken Unterschieden zwischen den Mittelwerten zum Ausdruck kommt.

Bei *Asclepias curassavica* als Beispiel ist im Wahrscheinlichkeitsnetz das Vorliegen der geometrischen Normalverteilung an der empirischen Summenprozentkurve eindeutig ersichtlich (Abb. 3).

b) Die Faserzahl.

Die Zellzahlen verschieden großer Organe können nur dann miteinander in Beziehung gesetzt werden, wenn jedes Organ einem anderen Individuum zugehört und dem gleichen Orte entstammt. So sind Blattfolgen einer Pflanze im Sinne SCHILDERS (1950) nicht miteinander vergleichbar, aber es könnten Blätter gleicher Ordnungszahl von jeweils verschiedenen Individuen miteinander verglichen werden. Ein derartiges Material existiert bisher nicht. Aus den Messungen AMELUNGS (1893), die von SCHILDER ausgewertet wurden, geht nicht hervor, woher die verschieden großen Blätter, die untersucht wurden, stammten.

Die Faserzahl ist stark variabel. Als Beispiel sei zunächst *Erigeron canadensis* gewählt. Die Größe des Riesen war 1360 mm, des untersuchten Zwerges 17 mm, das ist ein Größenverhältnis von 80:1. Die Zahl der Fasern auf dem Querschnitt der Stengelmitte betrug 6391 und 15, das ist ein Verhältnis von 426:1. Eine ähnlich große Variabilität zeigten die Zellen des Markes, die Zellzahl betrug 16750 und 27, das ist ein Verhältnis von 640:1. SCHILDER (1950) hatte sich in seinen Untersuchungen über Körpergröße und Organzahl bezüglich der Zahl der Zellen auf Untersuchungen AMELUNGS (1893) bezogen, deren Ergebnis, daß bei Abnahme der Organgröße nur die Zellzahl aber nicht die Zellgröße abnimmt — das ist ein Vermehrungsfaktor von $F = 2$ —, nicht zutrifft. Das hatte besonders SIERP (1914) bereits nachgewiesen. Hierzu einige Beispiele: Der oben genannten Abnahme der Zellzahl im Mark von *Erigeron* steht eine Abnahme der Zellgröße, gemessen auf der Querschnittsfläche, von 1:2,93 gegenüber. Die Faserlänge nahm im Verhältnis von 1:2,79 ab. Der bereits erwähnte Kümmerflachs zeigte eine Abnahme der mittleren Faserlänge (geometrisch) von 16,53 mm auf 6,3 mm und des arithmischen Längenmittels von 20,48 mm auf 7,61 mm, das ist ein Größenverhältnis von 1:2,62 bzw. 1:2,69. Wie andere, besonders an Blättern durchgeführte, unveröffentlichte Untersuchungen zeigen, erfolgt die Abnahme im Verhältnis von 1:3, maximal von 1:4, bezogen auf die mittlere Zellgröße. Der Vermehrungsfaktor F, der die Vermehrung der Zellzahl bei Verdopplung der Organgröße angibt, ist also stets kleiner als 2.

Meines Wissens existiert nur ein einziges Zahlenmaterial, das SCHILDER hätte auswerten können. TAMMES (1907) ermittelte von über 30 Flachsstengeln eines Ackers mit verschiedenem Stengeldurchmesser die Zahl der Fasern auf dem Querschnitt in $^1/_4$ der Stengelhöhe. Diese Werte sind vergleichbar, da nach TAMMES beim Flachs eine positive Korrelation zwischen Stengeldurchmesser und Stengelhöhe existiert. TAMMES konnte zeigen, daß ebenfalls eine positive Korrelation zwischen Faserzahl und Sproßdurchmesser besteht. Nun ist es für eine statistische

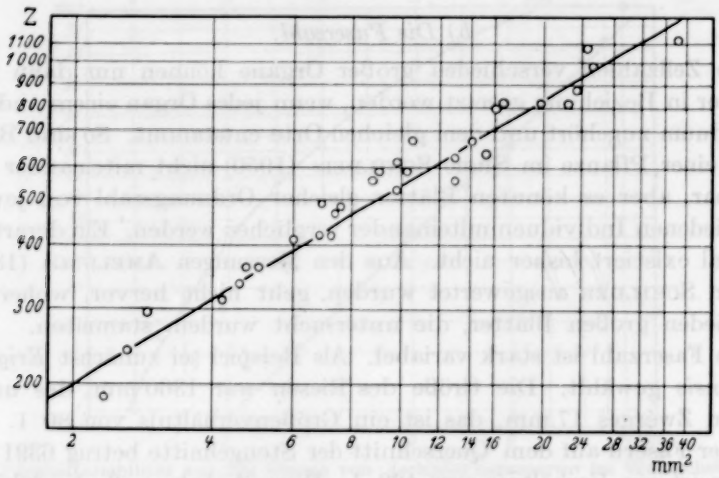

Abb. 4. Faserzahl (Z) und Querschnittsfläche in Quadratmillimeter bei *Linum usitatissimum*. Potenzkurve $Z^{1,605} = 2418\ L$.

Behandlung dieser Werte nicht möglich, die Zahl der Fasern in Beziehung zum Durchmesser des Stengels zu setzen, die Fasern befinden sich in bestimmter Anordnung auf der Querschnittsfläche und nur diese wäre eine Beziehungsgröße. Im Zusammenhang hiermit ist auch auf die Untersuchungen von SCHUEPP (1926) über Wachstum und Formwechsel von Vegetationspunkten hinzuweisen.

Die allgemeine Formel einer Potenzkurve (s. SCHILDER 1950 und ULLRICH 1951), sofern diese im vorliegenden Falle gegeben ist, ist $Z^c = a\,L$, wobei statt L = Länge in mm die Flächen in mm² zu setzen wäre. Berechnet man, nach Umrechnung der von TAMMES (1907) mitgeteilten Werte für den Stengeldurchmesser auf die Querschnittsfläche, die Werte für c und a, so erhält man als Potenzkurve: $Z^{1,605} = 2418\ L$.

Von besonderem Interesse ist der Vermehrungsfaktor, der angibt, wie sich die Faserzahl bei Verdopplung der Querschnittsfläche erhöht, er beträgt $F = 1{,}54$.

Sollte die Beziehung $Z^c = a\,L$ auch bei Flachs, angewandt auf die Zahl der Fasern auf der Querschnittsfläche in $^1/_4$ Stengelhöhe, zu recht

bestehen, müssen im Diagramm die aus den Messungen resultierenden Punkte dem Verlauf der errechneten Potenzkurve folgen. Die Darstellung erfolgt am besten unter Verwendung einer logarithmischen Koordinateneinteilung (Potenzpapier), da die Potenzkurve hier zu einer Geraden wird (Abb. 4). Wie das Diagramm zeigt, kann der geradlinige Kurvenverlauf durchaus als gesichert angesehen werden. Es handelt sich um spezielle Verhältnisse beim Flachs; wie aus den Untersuchungen von Illies (1948) über Zuchtfasernesseln hervorgeht, besteht bei *Urtica dioica* keine Korrelation zwischen Querschnittsfläche (als Radius angegeben) und Faserzahl (als Faserschichtbreite angegeben).

IV. Besprechung der Ergebnisse und der Literatur.

In der folgenden Tabelle wurden die aus den Messungen von je 200 Fasern, Rigaer Flachs nach Tammes mit 180 bzw. 132 Fasern, errechneten Werte zusammengestellt.

Tabelle 3.

	Maßeinheit mm (n = 200)									
	M	*Mes*	q_1	q_3	τ	α	$\varkappa$	*mi*	*ma*	$\frac{100\,q_3}{q_1}$
Urtica dioica	19,50	16,29	10,11	26,25	7,84	1,612	48,15	4,0	65,5	259,6
Daros-Lein, Basis	15,43	12,65	8,00	20,00	5,85	1,581	46,25	1,0	49,0	250,0
Daros-Lein, Mitte	20,48	16,53	10,85	25,18	7,01	1,523	42,40	2,5	101,0	232,1
Daros-Lein, Spitze	16,73	13,38	7,95	22,50	7,04	1,680	52,61	1,0	66,5	283,0
Rigaer Flachs										
Basis (n = 180)	12,93	10,82	6,44	18,20	5,69	1,688	52,59	—	—	282,6
Mitte (n = 132)	39,46	29,88	19,26	46,36	13,23	1,552	44,28	—	—	240,6
Hungerlein Daros	7,61	6,30	3,65	10,88	2,88	1,725	45,72	1,0	27,5	297,9
Asclepias syriaca	17,73	16,55	12,35	22,16	4,85	1,335	29,30	7,5	41,0	179,5
A. curassavica	6,41	6,01	4,49	8,06	1,76	1,341	10,65	2,0	14,5	179,6
Vincetoxicum offic.	9,04	8,39	6,46	10,94	2,23	1,314	26,58	2,0	23,0	169,2
Vinca minor	3,85	3,64	2,80	4,74	0,96	1,301	26,38	1,0	8,5	169,4

In allen Fällen liegt das geometrische Mittel (*Mes*) niedriger als das arithmetische (*M*). Das geometrische Mittel hat den Vorzug durch die Extremwerte weniger beeinflußt zu werden als das arithmetische Mittel. Bei Flachs konnte die Aberranz der oberen extremen 2,5 Summenprozent auf graphischem Wege gezeigt werden. Sie unterliegen einer Zufallsstreuung. In den vorliegenden Fällen ist nur die Berechnung des geometrischen Mittels sinnvoll, alle Reihen zeigen eine ausgeprägte positive Asymmetrie, bei Darstellung der Summenprozentkurven im Wahrscheinlichkeitsnetz erhält man erst durch Anwendung einer logarithmischen Längeneinteilung eine gerade Linie, womit das Vorliegen einer geometrischen Normalverteilung bewiesen ist. Bei numerischer Einteilung wird die Summenprozentkurve zu einer für die geometrische

Normalverteilung typischen, nach oben gekrümmten Linie. Der gleiche Verteilungsmodus findet sich auch bei der Größenvariabilität ganzer Pflanzen, was im Anschluß an frühere Untersuchungen (ULLRICH 1951) für *Lactuca scariola* zur Darstellung gebracht wurde. Wie die Untersuchungen WACHOLDERS (1952) zeigen, liegen die Verhältnisse bezüglich der Variabilität morphologischer Größenmaße nicht einheitlich. Er wies durch Auswertung der Längenvariabilität von 457 Eicheln desselben Baumes nach JOHANNSEN eine arithmetische Normalverteilung im Wahrscheinlichkeitsnetz nach. Trotzdem das Material von einem einzigen Baume stammte, dürfte es doch keine homogene Masse darstellen, äußere Störungen, Unterschiede in der Zufuhr von Aufbaustoffen usw. können hier zu einer Zufallsstreuung führen.

Wie ist die geometrische Längenvariabilität zu deuten? Die Statistik erfaßt nur die Endzustände der Körpergröße, die absolute Größe die ein Organismus oder Organ erreicht, während die Physiologie den Wachstumsverlauf als Funktion der Zeit betrachtet. Nach WEBER (1948) ist überall dort, wo „Reaktionen" durch „Reize" hervorgerufen werden, also wo das WEBER-FECHNERsche psychophysische Grundgesetz gilt, mit einer geometrischen Variabilität zu rechnen, denn die durch den Reiz ausgelöste Reaktion ist nicht der Reizstärke selbst, sondern dem Logarithmus der Reizstärke proportional. Wie WACHOLDER (1952) betont, erfolgt nur das menschliche und tierische Wachstum durch Hormone auf dem Wege über Erregungen der lebendigen Substanz.

Bei den Pflanzen scheint jedoch das Wachstum nicht durch Erregungen seitens der Wuchsstoffe gesteuert zu sein. Da in den nachgewiesenen Fällen auch hier eine geometrische Normalverteilung vorliegt, bleibt vorerst nur die bereits von SCHILDER (1949) für die Längenvariabilität der Tiere gebrachte rein mathematische Erklärung, daß das Längenwachstum durch multiplikativen Einfluß gleicher Ursachen zustande kommt. Damit darf aber auch der Erklärungsversuch für das Zustandekommen der schiefen Variation der Flachsfasern von SCHOCH-BODMER und HUBER (1951), wonach, fußend auf Untersuchungen von CELÂL, eine Anzahl kleiner Fasern im Innern von großen entstehen sollen, als unhaltbar angesehen werden. Bei den Beobachtungen von CELÂL dürfte es sich nur um eine gelegentliche Abnormität handeln, zumal ja bei der Längenmessung die in den großen Fasern befindlichen kleinen nicht erfaßt werden.

Nachdem bis in das gegenwärtige statistische Schrifttum die asymmetrischen Variationsreihen nur geringe Beachtung erfahren haben, mehren sich die Tatsachen, die eine weite Verbreitung des geometrischen Charakters der Variabilität vermuten lassen. SCHILDER (1949) fand asymmetrische Reihen bei Untersuchung der Längenvariabilität der Tiere, WACHOLDER (1952) wies besonders den geometrischen Charakter

physiologischer und physiologisch-chemischer Merkmale nach, BUCHER und GATTIKER (1952) fanden bei karyometrischen Untersuchungen ebenfalls eine geometrische Variabilität.

Zusammenfassung.

Die Längenmessungen primärer Bastfasern von *Linum*, *Urtica* und einigen *Asclepiadaceen* ergeben, ebenso wie die Längenmessungen ganzer Pflanzen dargestellt an *Lactuca*, positiv asymmetrische Variationsreihen. Mit Hilfe des Wahrscheinlichkeitsnetzes ist das Vorliegen einer geometrischen Normalverteilung nachweisbar. Die schiefe Variabilität kommt mathematisch gesehen durch multiplikativen Einfluß gleicher Faktoren zustande. Eine Erklärung des zahlenmäßigen Überwiegens kurzer Fasern beim Flachs durch Annahme der Bildung kurzer Fasern im Innern langer ist abwegig. Die Beziehungen zwischen Faserzahl und Querschnittsfläche sind beim Flachs durch eine Potenzkurve darstellbar.

Literatur.

AMELUNG, E.: Über mittlere Zellgrößen. Flora (Jena) **77**, 176—207 (1893). — BREDEMANN, G.: Die Bestimmung des Bastfasergehaltes in Bastfaserpflanzen bei züchterischen Untersuchungen. Faserforsch. **2**, 239—258 (1922). — BUCHER, O., u. R. GATTIKER: Karyometrische Untersuchungen an Gewebekulturen. Z. Zellforsch. **37**, 56—88 (1952). — CELÂL, M.: Über Zwillings- und Drillingsbildungen in den Bastfasern des Flachses. Ber. dtsch. bot. Ges. **54**, 372—378 (1936). — FECHNER, G. TH.: Kollektivmaßlehre. Leipzig 1897. — GÜNTHER, H.: Die Variabilität der Organismen und ihre Normgrenzen. Leipzig 1935. — ILLIES, Z. M.: Untersuchungen über die Auslesemöglichkeit faserreicher Kreuzungsnachkommen auf mikroskopischem Wege bei züchterischen Arbeiten mit Bastfaserpflanzen. Botanica oeconomica **1**, 86—116 (1948). — SCHILDER, F. A.: Methoden und Probleme der Biostatistik V. Biol. Zbl. **68**, 244—252 (1948). — Körpergröße und Organzahl der Organismen. Hallische Monographien (Halle) 18. 1950. — SCHOCH-BODMER, H., u. P. HUBER: Das Spitzenwachstum der Bastfasern bei *Linum usitatissimum* und *Linum perenne*. Ber. schweiz. bot. Ges. **61**, 377—404 (1951). — SCHÜEPP, G.: Untersuchungen über Wachstum und Formbildung von Vegetationspunkten. Jb. wiss. Bot. **57**, 56 (1926). — SIERP, H.: Über Beziehungen zwischen Individuengröße, Organgröße und Zellgröße mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses. Jb. wiss. Bot. **53**, 55—124 (1914). — TAMMES, T.: Der Flachsstengel. Haarlem 1907. — ULLRICH, J.: Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Fasern von *Asclepias* und *Apocynum*. Ber. dtsch. bot. Ges. **63**, 103—112 (1950). — Die Beziehungen zwischen Körpergröße und Organzahl bei modifikatorischen Zwergen. Ber. dtsch. bot. Ges. **64**, 315—326 (1951). — Die ernährungsbedingte Variabilität im Bereich von Blüte und Infloreszenz. Ber. dtsch. bot. Ges. **66**, 5—18 (1953). — WACHOLDER, K.: Die Variabilität des Lebendigen. Die Naturwissenschaften **39**, 177—184 (1952). — WEBER, E.: Grundriß der biologischen Statistik. Jena 1948. — WINTER, R.: Über den Ursprung und die Entwicklung der Fasern von *Linum usitatissimum*. Diss. Berlin 1909.

Dr. JOHANNES ULLRICH, Aachen, Jacobstr. 33.

Planta, Bd. 42, S. 478—548 (1953).

Aus dem Botanischen Institut der Universität München.

STRUKTUR, WACHSTUM UND TEILUNG DER KÖRPERHÜLLE BEI DEN EUGLENINEN.

Von

ALFRED POCHMANN.

Mit 42 Textabbildungen.

(Eingegangen am 22. Juni 1953.)

Einführung.

Im Vergleich zu den Bauplänen anderer Protistengruppen ist der Bauplan der Euglenophyten wenig bekannt. Die Eugleninenzelle ist im allgemeinen helikoidal gewunden, jedoch die Gesetze, die dieser komplizierten Formerscheinung zugrunde liegen und die sich insbesondere bei der Zellteilung in unvorhergesehener Weise auswirken müssen, sind nicht erforscht. Der grundsätzliche Hergang bei der Teilung der spiralig organisierten Eugleninenkörperhülle (EKH) wurde, gegenüber dem Kernteilungsvorgang, häufig außer acht gelassen oder mangelhaft erkannt. Die Teilung der Hülle ist aber, mit den Worten ZUMSTEINS, das „äußerlich den Teilungsvorgang charakterisierende Moment" und bedarf der genaueren Untersuchung.

Zwar steht fest, daß (wie bei anderen stark polar differenzierten Flagellaten) die Teilung der Eugleninenzelle in der Regel eine Längsdurchschnürung sei, indes ist bisher im allgemeinen nicht genügend beachtet worden, daß bei diesen Formen die Schnürspalte bei ihrem Vordringen (s. Abschnitt II B, 1) sich nach der Schraubengestalt der Zelle richten muß. Das Verständnis des Vorganges erfordert die genaue Kenntnis der Beschaffenheit der Körperhülle; Untersuchungen über deren Struktur und Wachstum werden aus diesem Grunde der Untersuchung des Teilungsvorganges vorausgeschickt. Wir werden uns außerdem mit dem Problem der Spiralverwindung zu beschäftigen haben, hinter dem sich ein gewichtiges Problem der Protoplasmatik verbirgt.

Unsere Kenntnis des Baues, der inneren Organisation und der Lebensgeschichte der Eugleninen beruht im wesentlichen auf den Untersuchungen von KLEBS (1883), der sich mit allen älteren Autoren (EHRENBERG, DUJARDIN, PERTY, STEIN u. a.) kritisch auseinandersetzte und dessen Ergebnisse und Anschauungen größtenteils noch heute gültig sind.

Eine erschöpfende Zusammenfassung der cytologischen Schriften über Eugleninen und der einschlägigen Ergebnisse gibt JAHN (1946).

Auf die Darstellung der Kernteilung konnte verzichtet werden; in gleicher Weise konnte das Verhalten des Geißelapparates während der Teilung nur nebenbei vermerkt werden.

Der Arbeit lagen zu einem guten Teil die Ergebnisse meiner Lebendbeobachtungen an den Eugleninen des *Urals* zugrunde, die ich mit den zahlreichen anderen dort angetroffenen Protisten gesondert bearbeite.

Herzlich zu danken habe ich: Herrn Prof. PLANTEFOL und Herrn Dr. BOURRELLY in Paris, die (1950) meine Entlassung aus sowjetrussischer Kriegsgefangenschaft erwirkten; den Herren Professoren THIENEMANN in Plön, M. HARTMANN in Tübingen und PIRSON in Marburg, die mir halfen, in Deutschland Fuß zu fassen; vor allem der *Deutschen Forschungsgemeinschaft* für die Gewährung eines Stipen-

diums, das mir Leben und Arbeit ermöglicht; den Herren Professoren KÜSTER† in Gießen, PRINGSHEIM in Cambridge und SKUJA in Upsala für Förderung verschiedener Art; in München ganz besonders Herrn Prof. RENNER für die Überlassung eines Arbeitsplatzes und ihm ebenso wie den Herren Prof. MARKGRAF und Prof. GESSNER für Rat und Hilfe; Herrn Dr. KIRSCHMER (Technische Hochschule München) für einige Spezialauskünfte und den Herren W. BAUMEISTER in Taubenbach/Tann, F. GEIST und R. FITZ in Obing-Chiemgau für mancherlei uneigennützige Unterstützung.

Material und Methoden.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden teils an Freilandmaterial, teils an Eugleninen aus Reinkulturen durchgeführt, die mir von Herrn Prof. PRINGSHEIM aus der Reinkulturensammlung in Cambridge freundlicherweise zur Verfügung gestellt worden waren.

Zur Aufzucht der Objekte wurden Erde-Wasser-Kulturen von Eugleninen (*Euglena*, *Phacus*, *Lepocinclis* u. a.) verwendet (vgl. PRINGSHEIM 1951. S. 351, Kap. 'Soil-Water-Media'; Bibl.).

Die Darstellung morphologischer Einzelheiten erfolgte in dem von der Bakteriologie (vgl. BRESSLAU 1921) übernommenen Tuscheausstrichverfahren, dessen sich auch DEFLANDRE (1923, 1931) und CONRAD (1943b, S. 11/12) bedienten. Es ermöglicht das Sichtbarmachen geringfügigster Vertiefungen und Unebenheiten der Körperoberfläche (Membranstreifen, Grübchen, Poren, Querstreifen) selbst zwerghaft kleiner Eugleninen durch Ausfüllung einzelner Vertiefungen mit suspendiertem Kohlenstoff und durch Adsorption submikroskopischer Kohlenstoffpartikel. Auch treten in solchen Präparaten Eigenheiten der Zellgestalt — wie etwa Körperfurchen in der Mediangegend — deutlich hervor, was insbesondere bei der Zelldurchschnürung zu Aufschlüssen über die besondere Lage der „Teilungsebene" führt; irgendwelche aus der Zelle ausgetretenen Schleim- oder Plasmamassen heben sich überaus deutlich von ihrer dunklen Umgebung ab. Artefakte durch chemische Veränderung der Oberflächenstrukturen können bei Anwendung dieser Methode kaum auftreten. DEFLANDRE erzielte ähnliche Wirkungen wie mit Tusche mit Nigrosin, das mildere Kontraste ergibt.

Das zu verarbeitende Material sollte arm an Elektrolyten sein, damit ein Ausflocken der Kohlenstoffteilchen vermieden wird (CONRAD 1943). Ein kleiner Tropfen der mit lebenden Zellen angereicherten Kulturflüssigkeit wird in einfacher Weise mit chinesischer Tusche vermengt und auf dem Objektträger in dünner Schicht ausgestrichen. Nach dem alsbaldigen Entweichen der Feuchtigkeit aus dem Ausstrich kann Kanadabalsam aufgetropft und ein Deckglas aufgelegt oder die Untersuchung unmittelbar in Immersionsöl vorgenommen werden.

Vereinzelt wurden Silbernitratlösungen wechselnder (meist höherer) Konzentration zur Darstellung argyrophiler Strukturen in der Körperhülle angewandt (s. Abschnitt I B, 2).

Die mikroskopischen Untersuchungen zur vorliegenden Arbeit wurden durchweg mit einer homogenen Immersion 100/1,30 von Zeiß durchgeführt.

I. Abschnitt. Bau und Funktion der Körperhülle bei der ruhenden Zelle.

A. Allgemeine Charakteristik der Körperhülle.

1. Geschichtlicher Rückblick. Wechselbeziehungen zwischen Cytoplasma und Körperhülle. Frage nach dem Sitz der Kontraktilität.

1841 fand F. DUJARDIN bei Eugleninen ein gestreiftes „tégument contractile", das von CARTER (1856) als eine von tieferliegenden Fasern begleitete „pellicule" —

die äußerste verdichtete Schicht des Protoplasten — aufgefaßt wird. STEIN (1878), der beobachtet haben will, daß sich die Euglenen in der Richtung der Streifen kontrahierten, spricht von einer „Cuticula" (vgl. Anmerkung 1) und vergleicht deren spiralige Streifen den Muskelfasern höherer Tiere. BÜTSCHLI (1883—1887, S. 849) bedient sich ebenfalls der Bezeichnung „Cuticula", hält aber nicht diese, sondern eine periphere, mehr oder weniger modifizierte, wandständige Plasmaschicht für den Sitz der Kontraktilität. KLEBS (1883, S. 240) hat gefordert, daß die äußerste Schicht der Eugleninenzelle als *Membran* bezeichnet werde, weil sie eine meist dünne, nach außen wie nach innen gegen das Cytoplasma hin scharf begrenzte Haut vorstelle. Bereits 1860/61 (S. 43) haben aber CLAPARÈDE und LACHMANN weitblickend geäußert, daß bei den Eugleninen die „kontraktile Substanz" sich mit einer verdickten, widerstandsfähigen und nichtkontraktilen (!) Membran umgeben habe.

In einer späteren Abhandlung (1892, S. 273) führt KLEBS die allgemeine Bezeichnung „Periplast" ein, worunter er einen integrierenden Bestandteil des Plasmakörpers versteht, der von diesem zeitlebens nicht getrennt, der bei jeder Teilung mitgeteilt werde und bei dem man wie bei anderen Zellorganen einen lebenden und einen toten Zustand unterscheiden könne. Bei den Flagellaten würde sich eine allmähliche Differenzierung dieser Schicht vollziehen; sie werde zu einer deutlich sich abhebenden, mit besonderen Eigenschaften ausgestatteten „Plasmamembran" (vgl. 1883, S. 336), die bei den Euglenoidinen ihre höchste Ausbildung erreiche. Bei dieser (heute nicht mehr in demselben Sinne gebräuchlichen) Bezeichnung beharrt KLEBS gegenüber den Bezeichnungen „Pellicula" und „Cuticula". Er faßt (1883, S. 245) die Membran gleichfalls nicht als den Sitz der Kontraktilität auf, weil Torsionen, die im Gefolge von Verkürzungen oder Verlängerungen der Spiralstreifen hätten auftreten müssen, ausblieben und weil die Streifen um so weniger stark in Erscheinung treten, je mehr metabolisch die betreffenden Eugleninen sind.

Auch in neuerer Zeit wird für die Körperhülle (KH) vielfach die Bezeichnung „Periplast" gebraucht. Es wird darunter die „mehr oder minder feste Zellumhüllung einerseits metaboler, andererseits nicht formveränderlicher Zellen" verstanden (vgl. K. und L. HÖFLER 1952, S. 77); der Periplast von *Euglena* würde Pellicula und kontraktile Wandplasmaschicht umfassen. (K. und L. HÖFLER nehmen einen aktiv beweglichen Periplasten an, der die metabolischen Bewegungen der Zelle ausführen und keine eigentliche Zellwand sein soll.)

F. GÜNTHER (1928) gebraucht den Ausdruck „Periplast", ohne im 3. Abschnitt seiner Arbeit diesen und die Begriffe „Membran" und „Pellicula" genügend auseinanderzuhalten. Er hält (S. 537 sowie 584, Punkt 24), die Längs- und die Querbalken der KH für den Sitz der Metabolie (vgl. Abschnitt I B, 1).

PRINGSHEIM und HOVASSE (S. 505) nehmen einen zähviskosen, aus verdicktem Protoplasma bestehenden Periplasten an, der starr oder schmiegsam sein könne.

Manche Autoren gebrauchen, wider KLEBS, den Terminus „Periplast" für das (submikroskopische) *Plasmalemma* (vgl. SCHUSSNIG 1953, S. 226).

Eine einheitliche Bezeichnung ist, wie ersichtlich, mit Rücksicht auf das umstrittene gegenseitige Verhältnis von Protoplast und KH und auf die Unkenntnis der Wachstumsweise des Integuments der Eugleninenzelle für dieses bisher nicht angenommen. DELAGE (1896, S. 12—14) klagte über die allgemeine Konfusion, die in der Bezeichnungsweise der Körperhüllen schon damals herrschte.

Auch die Aussagen über das Vorhandensein einer besonderen Wandplasmaschicht, die der vielgesuchte Sitz der Kontraktilität sein soll, stehen gegenwärtig

noch nicht auf festen Füßen; KLEBS (1883, S. 275), der zu seiner Zeit genaueste Kenner der Eugleninen, unterscheidet *nicht* zwischen Wandplasma und Cytoplasma, sondern spricht nur von „peripherem" Cytoplasma.

Die in jüngerer Zeit bezüglich der Wandschicht pflanzlicher Zellen aufgestellten Theorien laufen allgemein auf ein komplizierteres Schema hinaus (SCARTH 1942, vgl. FREY-WYSSLING 1948, S. 126, Abb. 106; 1953, S. 199, Abb. 153; SEIFRIZ 1952, S. 97; vgl. auch SCHUSSNIG 1953, S. 230); nach Ansicht dieser Autoren sind die in eine bewegungslose „Matrix" eingebetteten Stränge des „Kinoplasmas", das bis zur äußeren Grenzschicht der Zelle reichen soll, der Sitz der Kontraktionsbewegungen (vgl. Anmerkung 2).

Die Konzeption der Kontraktilität des Cytoplasmas, insbesondere des peripheren, macht die Annahme eigener kontraktiler Organellen (Myoneme) im Integument der Eugleninenzelle überflüssig (vgl. I B, 1).

Meine eigenen Betrachtungen über die Beziehung zwischen Cytoplasma und KH möchte ich im Zusammenhange mit der Beschreibung der Vorgänge beim Wachstum der Hülle (Abschnitt I C, 1) darlegen.

2. Konstitution der Körperhülle.

KLEBS kam bei seiner eingehenden Untersuchung der physikalischen und chemischen Eigenschaften der EKH zu dem Ergebnis, daß diese keine Zellulosereaktion zeige und daß sie aus 2 Komponenten bestehe, einer weichen, dehnbaren, leicht quell- und färbbaren, durch Pepsin und Pankreatin leicht verdaulichen und einer härteren, elastischen, wenig quellbaren, nicht färbbaren und unverdaulichen Komponente. In dem ersten Bestandteil erblickte er einen Eiweißstoff, in dem zweiten einen „Membranstoff". Bei seinen Eugleninen überwog bald die eine, bald die andere Komponente. Auch nach DANGEARD (1902; vgl. BACHRACH und LEFÈVRE 1934, S. 186, Fußnote 1) besteht die EKH aus 2 chemisch verschiedenen Substanzen. HAMBURGER gelangt im wesentlichen zu den gleichen Ergebnissen wie KLEBS und hält es für wahrscheinlich, daß die Spiralstreifen die elastischen Elemente der Haut sind, die den kontraktilen „Zwischenstreifen" als Antagonisten dienen und mit ihnen gleichzeitig ein äußeres Skelet der Zelle bilden. — Wir werden in anderen Abschnitten dieser Bearbeitung zu erörtern haben, inwieweit die Verschiedenheit der beiden KH-Komponenten auf ihrem unterschiedlichen Erstarrungszustand beruhen kann.

3. Allgemeine Festigkeit und Widerstandsfähigkeit der Körperhülle gegen äußere Einwirkungen.

Gegen äußere Einwirkungen ist die EKH verschieden resistent; jene der „Chloropeltiden" (= *Phacus* und *Lepocinclis* im Sinne STEINS) widersteht nach BÜTSCHLI (S. 679) sogar der Einwirkung konzentrierter Schwefelsäure viele Stunden hindurch, in ihnen soll der widerstandsfähige „Zellhautstoff" überwiegen. Nach den von KLEBS angestellten Versuchen quillt die Eugleninenmembran schon in Essigsäure bis zur Unkenntlichkeit auf, ebenso auch in KOH, ohne daß eine eigentliche Auflösung erfolgt. Auch MOROFF (S. 97) erhält Quellung oder gar Auflösung der Hülle mit konzentrierter Essigsäure. Nach CONRAD (1943b, S. 11) widersteht die KH von *Phacus* der Einwirkung von Kalilauge (potasse) und von Schwefelsäure lange Zeit, zumal wenn es sich um formolfixiertes Material handelt. LACKEY (1929) hält auf Grund der Behandlung mit verschiedenen Lösungsmitteln die KH (pellicle) von *Entosiphon sulcatum* für *chitinös*.

FOCKE (1854, s. BÜTSCHLI 1883—1887, S. 679; KLEBS 1883, S. 240) bemerkte, daß die isolierte EKH, dem Sinne des Streifenverlaufes entsprechend, leicht einreißt; CARTER (ebd. zit.) fand den Zerfall der Hülle in spiralige Fasern (vgl. HAMBURGER, Abb. 9a, b; CONRAD 1935, S. 59, Abb. 53).

HAMBURGER hat nahegelegt, daß die Spiralstreifen (unter welchen zweifellos die „Spiren" gemeint sind) die eigentlichen beständigen Elemente der EKH seien, während die „Zwischenstreifen" bei Verdauungsversuchen aufgelöst würden. Demgegenüber habe ich sehen können, daß beim Verfall einer EKH nicht eigentlich die Gyren oder Spiren erhalten bleiben, sondern die zwischen ihnen ausgespannten älteren (alloplasmatischen?) Membranflächenstücke, die an ihrer Querstreifung kenntlich sind (Abschnitt I B, 3, Abb. 4f).

4. Dehnbarkeit, Deformierbarkeit.

Nicht nur das Integument metaboler, sondern auch das ametaboler bzw. submetaboler Eugleninen ist biegsam und kann sich durch exzessives Wachstum von Paramylonkörnern oder aus anderer Ursache stellenweise ausbuchten und deformieren (s. LEFÈVRE 1931, S. 13; 1934, S. 144; POCHMANN 1942, S. 136; CONRAD 1943b, S. 3—5). Wahrscheinlich können länger anhaltende örtliche Ausweitungen der KH durch hypertrophierte Reservekörper eine Steigerung des KH-Flächenwachstums an jenen Stellen nach sich ziehen und zur Bildung von Ausbuchtungen (boursouflures, CONRAD 1943b) Anlaß geben, die bei ametabolen Formen ganz oder teilweise irreversibel sind.

HÄRDTL (1935, S. 611) fand einen Unterschied in der Dehnbarkeit der „lebenden" gegenüber der der „toten" (entspannten?) Hülle bei Euglenen im Verhältnis von 1:2,3.

5. Permeabilität (Intrabilität).

Wie schon KLEBS (1883, S. 243) erkannte, ist die Eugleninenmembran für die verschiedensten Substanzen schwer durchlässig, wodurch es sich erklärt, daß die Eugleninen gegen eine ungünstige oder giftige Beschaffenheit des umgebenden Mediums weitgehend unempfindlich sind. Die schützende Außenschicht erwies sich als undurchlässig selbst für sonst augenblicklich tötende Mittel, KLEBS nennt 1%ige Chromsäure, Alkaloide, schädliche Farbstofflösungen, Strychnin usw., in welchen die Zellen noch kürzere oder längere Zeit weiterzuleben vermochten.

Nach den von K. und L. HÖFLER (1952) durchgeführten Versuchen über das osmotische Verhalten der *Eu. olivacea* zeigten deren Individuen auch gegenüber wasserentziehenden Mitteln (Traubenzucker) eine hohe osmotische Resistenz. Es ergab sich, daß die KH einerseits den Wasserentzug nicht behindert, Zuckerlösungen andererseits nicht in osmotisch faßbarer Menge in die Zelle eintreten läßt. Plasmolysen traten nicht auf, lediglich osmotisch oder nekrotisch bedingte Deformationen.

6. Trennbarkeit von Protoplast und Körperhülle.

Der Versuch, eine Trennung der äußeren Hüll- oder Rindenschicht vom Cytoplasma herbeizuführen, gelang bisher bei lebenden Eugleninen durch wasserentziehende Mittel *nicht* (KLEBS 1883, S. 242/43; K. und L. HÖFLER, S. 76), sie gelingt hingegen leicht durch Zerdrücken lebender Zellen unter dem Deckglas, wobei die glashell durchsichtige Hülle zurückbleibt, während das Protoplasma ausfließt (FOCKE, vgl. BÜTSCHLI S. 677/78; KLEBS, ebd., S. 243; HAMBURGER, S. 7; HÄRDTL, S. 610/11; CONRAD 1943b, S. 11 u. a.). Durch Alkohol sowie durch Bakterienfäule erwirkte KLEBS ebenfalls die Trennung, und auch MOROFF (S. 97) erzielte die Abstufung von Membran und Cytoplasma durch absoluten Alkohol. Im Detritus sind gelegentlich leere, distinkte Hüllen abgestorbener Eu.-Zellen zu finden.

Die Hülle ließ sich auch, wie ich an einem meiner Hauptversuchsobjekte (*Ph. pyrum*, Abb. 1) feststellen konnte, abgesehen von Gewaltmitteln, durch Anwendung intensiver Belichtung, bei der sich das Präparat erwärmte, vom Protoplasten trennen. Es trat hierbei Blähung und Erschlaffung („Entspannung") der Hülle und eine energische spindelförmige Zusammenziehung des Protoplasten ein, die zunächst den Anschein einer Reizplasmolyse erweckte (vgl. KÜSTER 1951, S. 28), nach K. und L. HÖFLER aber, die wie KLEBS der Auffassung sind, daß nur *tote* Eu.-Zellinhalte sich von ihrer Hülle loslösen können, als *Pseudoplasmolyse und Todesreaktion* gewertet werden müßte.

LEMMERMANN beschrieb eine Euglenine (*Ph. Nordstedtii*, Abb. 2a), deren Membran „flügelartig verbreitert" gewesen sein soll. FRANCÉ[1] fand die gleichen Verbreiterungen bei einer völlig ähnlich aussehenden Euglenine (Abb. 2b) und hielt sie irrtümlicherweise für Schwebeanpassungen („Schwimmwesten"), an anderer Stelle (S. 232) äußert er aber, daß die Mechanik solcher „Kreiselformen" im Wasser ihm unklar sei. Hier wie dort widerspricht das Abstehen der Hülle vom Protoplasten den bei lebenden Eu. normalerweise zu beobachtenden Verhältnissen (Ausnahmen bilden lediglich Formen mit lateralem Paramylon, z. B. *Ph. pseudonordstedtii* mh.1942). In allen Fällen der Auffindung „geflügelter" Formen, ganz besonders aber in den beiden angeführten Fällen, liegt der Verdacht nahe, daß eine solche Gestaltung postmortal eingetreten sei (vgl. Anmerkung 3).

Abb. 1. *Phacus pyrum*. Experimentelle Trennung von Protoplast und Körperhülle (s. Text). Vergr. 2200 mal.

7. *Vorgänge der Erhärtung und Erweichung der Körperhülle.*

Eine allmähliche Erstarrung der an der Membranbildung teilnehmenden Körpersubstanz ist bei gewissen pflanzlichen Objekten durch elektronenoptische Befunde wahrscheinlich gemacht: FREY-WYSSLING und MÜHLETHALER (1951) haben aus dem Verhalten der Wand sich teilender Zellen geschlossen, daß jene ursprünglich mit selbständigen Lebensäußerungen begabt sei und einen eigenen Stoffwechsel habe, der mit zunehmender Wandverdickung immer träger werde, bis die Zellwand schließlich in einen passiven alloplasmatischen Zustand übergegangen sei.

Wenn so verhärtete Membranen (es liegt nicht fern, Ähnliches bei den Eugleninen zu vermuten, vgl. Abschnitt II B, 6) wiedererweicht gefunden wurden, so spräche dies zwar noch nicht für die Rückführbarkeit der Wandschicht in Cytoplasma (vgl. KÜSTER 1951, S. 96/97), wohl aber für die Möglichkeit, daß die Zelle durch *Korrosion*, d. h. durch die Wirkung körpereigener cytolytischer Fermente, sich ihrer Membran teilweise oder ganz entledigt bzw. diese resorbiert (Disk.: KÜSTER 1951, S. 654/55). Nach MÜHLETHALER (S. 622ff.) könnte dies (bei Cellulosemembranen) durch Auflösung eines Teiles der miteinander verflochtenen Fibrillen geschehen.

Eine Rückdifferenzierung der Hüllschicht zu Cytoplasma (vgl. Abschnitt I C, 1), wie sie bei Pellikeln „nackter" Protisten für möglich gehalten wird, konnte bei Eugleninen bisher nicht nachgewiesen werden. KÜSTER (1951, S. 52) hält sie im

[1] „Die technischen Leistungen der Pflanzen", S. 233, Abb. 126A (Leipzig 1919).

Hinblick auf die Eigenartigkeit und Kompliziertheit dieser Schicht bei *Euglena* und *Phacus* auch für kaum noch wahrscheinlich.

8. Bemerkungen über angebliche „periplastlose" Eugleninen.

Vereinzelt werden Vorkommen nackter und amöboider Mikroorganismen beschrieben und wegen des Besitzes eines gewölbten Augenfleckes oder ähnlicher Attribute als amöboid gewordene Eugleninen gedeutet (*Amoeba stigmatica* PASCHER, 1930, Biol. Zbl. 50, S. 1; ferner eine rhizopodiale Euglenine [??] bei VALKANOV 1931, Arch. f. Prot. 74, S. 367). Die vermutete Verwandtschaft dieser Organismen mit den Eugleninen erscheint bisher wegen ihrer völlig isolierten Stellung wenig gesichert (vgl. Anmerkung 4).

B. Analyse der Körperhüllstruktur.

1. Die Membranstreifen (Spiren, striae = Gyren).

Die Bedeutung der spiraligen Membranstreifen der EKH ist sehr umstritten. Verschiedentlich hat man sie mit *Myonemen* in Zusammenhang zu bringen versucht, ohne daß sich diese Annahmen hätten bestätigen lassen (Disk.: PFEIFFER, S. 67; vgl. SCHUSSNIG 1938). Wohl treten, besonders nach Silberimprägnation (JÍROVEC, KLEIN, vgl. Abschnitt I B, 2), gewisse argyrophile Fibrillenstrukturen deutlicher hervor, ohne daß damit bereits die Existenz von Myonemen erwiesen wäre.

Schon KLEBS (1883, S. 15) ist ein Gegner der Auffassung STEINS, der sich auch KHAWKINE (S. 325) angeschlossen hat, daß die Spiralstreifen „den Muskelfasern höherer Tiere vergleichbare Gebilde" seien; auch DELAGE (S. 305) widerspricht, wie bereits oben (Abschnitt I A, 1) erwähnt wurde, der Auffassung, daß die „Streifen des Ektoplasmas" Beziehung zur Kontraktion des Zellkörpers haben, und WAGER hält zwar die Zellwand für elastisch und bis zu einem gewissen Grade an den Gestaltveränderungen der Euglenen beteiligt, verneint aber die Kontraktilität der Streifen der Zellwand vollständig (vgl. Disk. HAMBURGER S. 14/15).

Der Gedanke, daß die metabolen Eugleninen im Besitze von Myonemen seien, geht wohl auf einen etwas unglücklichen Vergleich mit den Ciliaten zurück.

Auch die Ansichten über eine etwaige *versteifende* Wirkung der Spiralstreifen sind vorwiegend hypothetischer Natur (vgl. Anmerkung 5). Bei Eugleninen mit kräftig ausgebildeten Membranrippen dürfte diesen ein akzessorischer Einfluß auf die Stabilität der Zelle nicht abzusprechen sein. Nach Ansicht verschiedener Autoren sollen sie den durch die Metabolie hervorgerufenen Formveränderungen entgegenwirken. Bei Eugleninen mit schwach oder kaum noch wahrnehmbarer Streifung der Hülle dürfte indes an eine eigentliche Stützfunktion dieser Elemente nicht mehr gedacht werden können, worauf auch PRINGSHEIM und HOVASSE (S. 505) hinweisen; der Grund ihres Vorhandenseins muß ein anderer sein (vgl. Abschnitt I C, 1, sowie F. GÜNTHER, S. 536). Eine formerhaltende Wirkung kann aber von der Hülle als solcher ausgehen; GEITLER (1934, S. 84) zählt die Membranen zu den formerhaltenden Skeletbildungen (vgl. auch Abschnitt I C, 1; KÜSTER 1951, S. 695).

In der einschlägigen Literatur pflegen die Membranstreifen der Eugleninen als „Spiren" oder „striae" bezeichnet zu werden; beide Ausdrücke erscheinen in einer gewissen Weise unbefriedigend. Während

der Ausdruck „striae" (lat. stria = die Riefe) nichts über die topographische Lage dieser Elemente aussagt, wurde der andere (spira, ἡ σπεῖρα = alles Gewundene, hauptsächlich eine Schnecken- oder Schlangenlinie) bisher durchweg in dem Sinne von „Spiralen" gebraucht, die am Apex der Zelle beginnen und am Antapex endigen (vgl. HAMBURGER, S. 7 unten; F. GÜNTHER, S. 534; HALL und POWELL, S. 38; JÍROVEC, S. 210/11 u. a.). Nirgendwo in der Literatur wird erwähnt, daß die Spiren eigentlich als ring- oder schleifenförmige Gebilde aufzufassen seien, die in zahlenmäßiger Entsprechung symmetrisch an beiden Zellhälften angeordnet sind. Demgegenüber habe ich es schon früher (1942, S. 230, Abb. 148g) als gewiß betrachtet, daß im Prinzip die Membranstreifen oder -rippen am Geißelpol keineswegs endigen, sondern daß sie den Vorderpol der Zelle zu beiden Seiten des Cytostoms überqueren und schließlich, jenseits hinabsteigend, zu ihrem Ausgangspunkt zurückkehren.

Auch aus Abb. 63i und l (ebd. S. 166) und Abb. 66d (S. 169) geht der gleiche Sachverhalt hervor. Neuerdings habe ich Ring- bzw. Schleifenform der Spiren bei *Ph. Rostafinskii* und anderen Formen beobachtet; Abb. 20a, b dürfte daran keinen Zweifel zulassen, daß die Gyren beiderseits des Cytostoms transgredieren.

Bei *Phacus*-Arten mit nur wenigen robusten Membranstreifen oder -rippen können diese das Vorderende der Zelle diesseits und jenseits des Cytostoms in sehr auffälliger Weise überqueren (Bsp. *Ph. pyrum* var. *hastata* WEHRLE = *Ph. pseudonordstedtii* mihi 1942, S. 219/20, Abb. 135c), bei sehr zart gestreiften und womöglich noch außerdem stark gewundenen Eugleninen erweckt es dagegen den Anschein, als würden alle Spirallinien apikal in einem Pol oder einem Wirbel zusammenlaufen, während eine entsprechende, wiewohl schwerer sichtbare oder unvollkommen ausgeprägte, dem bilateralen Organisationsprinzip (vgl. Abschnitt III A, 1) besser gerecht werdende Überquerung auch hier zu vermuten ist. Nach JÍROVEC „laufen die Streifen in die Geißelgrube hinein, wo man sie nicht mehr verfolgen kann".

Den *Antapex* der Zelle stellt J ROVEC als einen Wirbel von radial ausstrahlenden spiraligen Linien dar, die paarweise zusammenfließen, um schließlich gemeinsam in einem Punkt zu endigen. Doch sah J ROVEC auch einzelne „Furchen" und solche, die zu dreien anastomosierten. Ich vermute auf Grund eigener Beobachtungen ähnliche Verhältnisse wie am Apex und erkläre mir die Anastomosen bzw. Diffluenzen als Erscheinungen unvollendeter Gyrenspaltung (Abschnitt I C, 1).

Die Elektronenphotogramme, die nach schiefer Bedampfung mit Gold erhalten worden sind (GROUPÉ, SAXE, loc. cit.) vermögen, nach unseren Begriffen, kaum ein helleres Licht auf die Hüllstrukturen zu werfen, als es die lichtmikroskopischen Untersuchungen bisher vermochten.

STEUER vermutete bezüglich der „schraubigen Streifung" seiner *Eutreptia*, daß die Zwischenräume zwischen den parallel verlaufenden Streifen rinnenförmig eingesenkt seien. Dies ist bei Eugleninen eine weitverbreitete Erscheinung, es ist aber noch nicht recht klar, ob diese

Einsenkungen gegen die sie begrenzenden Spiralleisten hin gleich steil ansteigen oder ob etwa die beiden Abhänge ungleich steil sind, woraus sich eine entsprechende Serratur des hypothetischen Querschnittes der Zelle ergeben könnte. JÍROVEC (1929) bildet ein Oberflächenrelief ab, bei dem nach Färbung die Membranflächenstreifen einseitig verlaufende Schattierung zeigen. Eine Abbildung von *Lepocinclis ovum* bei LEFÈVRE (1931, S. 349, Abb. 21) (vgl. Abb. 2e) weist inäquale Gyren (Spiren) auf (vgl. S. 498).

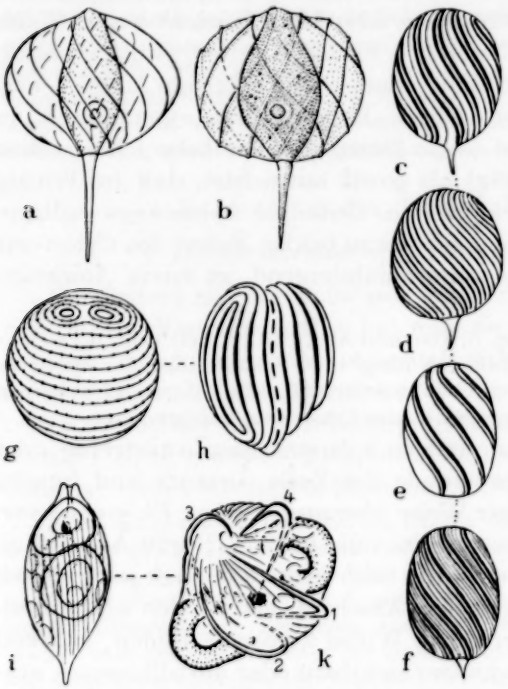

Abb. 2a—k. a, b „Geflügelte" Eugleninenformen; Protoplasten spindelförmig kontrahiert, Körperhüllen kugelförmig gebläht („entspannt") (a nach LEMMERMANN, b nach FRANCÉ); c—f Variationen der Ornamentik bei *Lepocinclis ovum* (nach LEFÈVRE); g, h Verlauf und Teilungsmodus der „Silberlinien" (g bei einer Vorticelline, h bei einer Euglenine, beide Abbildungen schematisch); i, k *Lepocinclis* sp. vor und nach Destruktion durch $AgNO_3$ (s. Text).

Für den *Windungssinn* der Spirallinien haben sich in der einschlägigen Literatur die Bezeichnungen „dextrogyr" und „sinistrogyr" (oder „laevogyr" besonders in der französischen Literatur) eingebürgert. Ich würde es für durchaus sinngemäß halten, die Membranstreifen der Eugleninen, auf die sich die Endsilbe „-gyr" bezieht, als *Gyren* zu bezeichnen.

Ein Gyrus ist, neben einem Ring, „die Windung, Spiralwindung oder Wendel, ein einzelner Umlauf bei schraubenförmig gewundenen oder in einer Schraubenlinie um die Achse herumstehenden Teilen" (BISCHOFF, Wörterb. d. Beschreib. Bot., Stuttgart 1857).

Diese Gyren erscheinen nach allem bisher Gesagten als mehr oder minder ausgeprägt spiralige (helikodromische), faden- oder rippenförmige, meist nach außen vorragende (exotope) Verdickungen an beiden Zellhälften und sind ihrer Form nach mehr oder minder deutlich in sich geschlossene, konzentrische Zonen (Abb. 12), die in der Nähe des Hinterendes der Zelle entspringen und nach ihrer schleifenförmigen Exkursion über den Vorderpol der Zelle hinweg wieder zu ihrem Ausgangspunkt zurückfinden. Sie überqueren den Morphologischen Zelläquator (vgl. Abschnitt III A, 2) niemals, sondern bleiben, ähnlich den Zuwachszonen

an den Valven einer Muschel, stets entweder auf die eine oder auf die andere Zellhälfte beschränkt. Im Maße der schraubigen Verdrehung der Zelle (Abschnitt III A, 3) erscheinen auch sie mitverdreht, sie sind ein förmlicher Gradmesser der Verdrehung und Verformung der Zelle. Ihr Windungssinn ist von LEFÈVRE (1931, S. 352) als konstant erkannt worden. Eine rechtswendelige (dextrogyre) Art behält ihren Windungssinn erblich bei und eine linkswendelige (sinistrogyre, laevogyre) sinngemäß den ihren (vgl. auch CONRAD 1934, S. 203/04; 1935, S. 7).

Rein körperlich ist die Erzeugung etwa zweier dextrogyrer Tochterindividuen aus einem sinistrogyren Mutterindividuum nicht möglich, ebensowenig die Erzeugung je eines dextrogyren und eines sinistrogyren Tochterindividuums aus dem Mutterindividuum (vgl. Abschnitt IV). — Über die wahrscheinliche entwicklungsphysiologische Bedeutung der Gyren vgl. Abschnitt I C, 1.

2. Argyrophile Strukturen.

In der EKH sind fadenförmige argyrophile Strukturen nachgewiesen, die mit den Membranstreifen sowohl in ihrer Lage, als auch in ihrer Zahl übereinstimmen (JÍROVEC 1929, KLEIN 1930; Disk.: DEFLANDRE 1931, S. 42/43; CONRAD 1943b, S. 11; KÜSTER 1951, S. 108).

Bei meinen Versuchsobjekten bemerkte ich ein graduell verschiedenes Verhalten gegen $AgNO_3$; während die Membranrippen von *Ph. pyrum* nur undeutlich zu reagieren schienen, traten bei *Lepocinclis* sp. verhältnismäßig distinkte fadenförmige Strukturen hervor (Abb. 3a), die allmählich in Stücke zerbarsten (Abb. 3b), wogegen die übrige Körperhülle nebst den Paramylonringen verquoll (Abb. 2k). Die argyrophilen Streifen erweisen sich somit als brüchig. Merkwürdigerweise zeigten sich bei dem gleichen Objekt gelegentlich argyrophile Streifen, die zu je dreien beisammenlagen (Abb. 3c). Auch zeigten sich in den Zwischenräumen zwischen je 2 argyrophilen Streifen in Mikrophotogrammen (Abb. 3b) schwächer geschwärzte, undeutlich begrenzte Partien, deren Vorhandensein ebenfalls ohne Zweifel auf der Präzipitation von Silber beruhte. In einem Falle hatten schließlich noch 4 stärkere (ältere?), in Quadranten angeordnete Rippen der Verquellung länger widerstanden als die zwischen ihnen liegenden schwächeren (Abb. 2k). Die Silberstreifen sind nicht immer völlig zusammenhängend, sie schienen in einem Falle (Abb. 3c, Kreis) stellenweise zu intermittieren.

Näheres über die Bedeutung dieser argyrophilen Streifen ist nicht bekannt. Sollten Schleimsubstanzen, Teile des Cytoplasmas oder auch *Fermente* im Bereiche der Gyren Reduktionskraft besitzen und dadurch die Bildung von *Artefakten* bewirken? Wir hoffen, durch Anwendung geeigneter Silbermethoden früher oder später darüber Aufschluß zu erhalten. Die Möglichkeit, daß es reizleitende Fibrillen wie bei den Ciliaten seien, scheidet aus, da die Eugleninen wegen des Mangels einer Bewimperung der Reizleitung nicht bedürfen (vgl. Anmerkung 6).

Wie unähnlich die Spiralelemente der Eugleninen den Silberlinien der Ciliaten sind, trotzdem daß sie eine ähnliche Anordnung wie diese zeigen, geht am deut-

lichsten wohl daraus hervor, daß — wie KLEIN (1927, S. 85/86, Abb. 21) feststellen konnte — z. B. bei den Vorticellinen die argyrophilen Ringe bei der Teilung sich zuerst einengen und dann nacheinander ganz durchteilen und daß ferner bei der Kopulation zweier Individuen das Argyrom des einen mit dem Argyrom des anderen Individuums zusammengeschweißt wird; dies sind Erscheinungen, die man bei Eugleninen wegen des anderen Teilungsmodus, wegen der Nichtexistenz von Kopulationszuständen und wegen der offensichtlichen Verschiedenheit der beiden Strukturarten nicht beobachten kann (vgl. Abb. 2g, h).

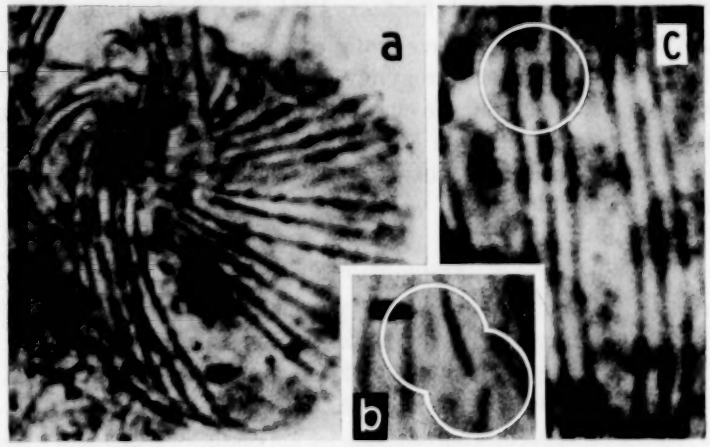

Abb. 3a—c. Argyrophile Strukturen bei *Lepocinclis* sp. nach $AgNO_3$-Einwirknug (s. Text). Vergr.: a um 3000mal; b und c um 4000mal.

3. Querstreifung und Alveolarstrukturen.

An der Körperhülle verschiedener Eugleninen sind, zum Teil schon von älteren Autoren (KLEBS, BÜTSCHLI, HAMBURGER) feine, leitersprossenähnliche Querstreifen unbekannter Bedeutung und Genese beobachtet worden. Anfänglich wurden sie wohl für ein selbständiges, die Spiralrippen kreuzendes Fibrillensystem angesehen (KLEBS 1883, S. 240) (vgl. Anmerkung 7).

DEFLANDRE machte die Querstreifen mittels der Nigrosin- und der Tuschemethode bei *Phacus* sichtbar. CONRAD, der schon 1914/15 bei *Ph. costatus* diese Streifen erstmalig in einer Zeichnung dargestellt hatte, wandte das Tuscheverfahren zum Sichtbarmachen der Querstreifen ebenfalls an (1943b, S. 13; Taf., Fig. 2).

Soweit ich es zu erkennen und zu beurteilen vermochte, gehen diese Querstreifen (Abb. 4) aus örtlichen Anhäufungen von KH-Substanz hervor, die mit Stellen schwächerer Anhäufung (vgl. Anmerkung 8) innerhalb der Membranstreifen mehr oder weniger regelmäßig abwechseln und beim Wachstum der Zelle ebenso wie die dazwischenliegenden Grübchen in Querrichtung gedehnt werden (Abschnitt I C, 1). Die zuerst punktförmig lokalisierten Anhäufungen werden durch eine solche Dehnung zu Querbalken, während die Stellen geringerer Substanzhäufung, die Grübchen, zu kleinen länglichen Wannen umgeformt werden (Abb. 5 und 6).

Bei Eugleninen mit hochentwickelter Körperhülle *(Ph. pleuronectes)* sah ich, daß diese Wannen verhältnismäßig flach waren, an ihren beiden Enden aber, wo sie an die dicken Längsbalken (die Gyren) angrenzten, tüpfel- oder porenähnlich in die Tiefe gingen. Diese Vertiefungen waren sichtlich durch Dehnung der KH und Teilung aus nur je einer der vorerwähnten punktförmigen Vertiefungen her-

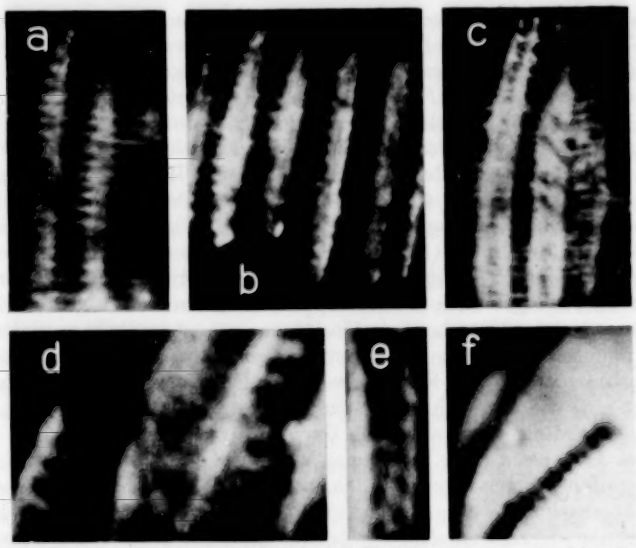

Abb. 4a—f. Aspekte der Interkalarstrukturen bei *Ph. triqueter* (a—c, f), *Ph. pleuronectes* (d) und *Ph. hispidulus* (e), Tuscheausstriche; f Querstreifung bei Zerfall der Hülle. Vergr.: a—c, f etwa 3000mal; d 3300mal; e 2600mal.

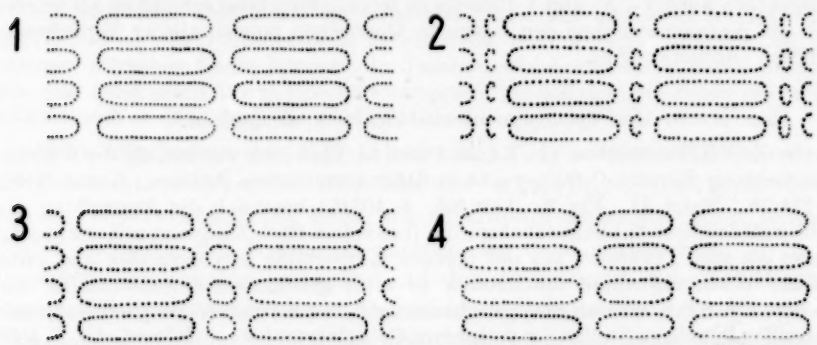

Abb. 5. Schema der Entstehung und des Wachstums der interkalaren Strukturen.

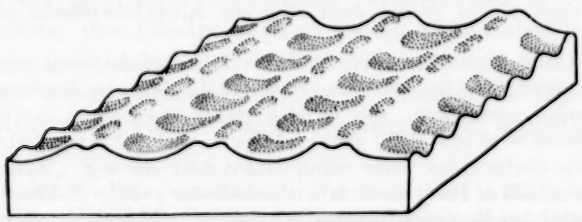

Abb. 6. Relief der Körperoberfläche mit Wannen und Grübchen, schematisch.

vorgegangen und hatten bei ihrem Auseinanderwandern die wannenförmige Spur hinterlassen (Abschnitt I C, 1).

In einem meiner Präparate fand sich ein KH-Fragment von *Ph. pleuronectes*, bei dem die Hülle *neben* einem Gyrus der Länge nach scharf abgebrochen war,

und zwar dort, wo nach obiger Beschreibung eine Reihe solcher tüpfel- oder porenähnlicher Vertiefungen gelegen haben mußte.

Das Gitterwerk von Längs- und Querbalken (Abb. 4a—d) wird bei den hochentwickelten *Phacus*-Arten (*Ph. pleuronectes*, *Ph. longicauda*, *Ph. orbicularis*; vgl. LEFÈVRE 1931, S. 349, Tafel II und III; DEFLANDRE 1931, Tafel 4) besonders augenfällig. KÜNSTLERS Auffassung, die EKH sei dreischichtig und schließe kleine, viereckige Hohlräume ein, hatte keinen Bestand (Disk.: HAMBURGER, S. 8/9).

LEFÈVRE (1933b, S. 145/46) nimmt eine (zum Teil unter der Sichtbarkeitsgrenze liegende) Querstreifung bei allen Formen als möglich an. Mir scheint jedoch gewiß zu sein, daß nicht alle Arten solche Strukturen aufweisen, sondern daß alle Übergänge von deutlich quergestreiften zu nicht quergestreiften Hüllen vertreten sind. Nicht ihre mangelnde optische Auflösbarkeit, sondern ihr Nichtvorhandensein ist dann die offenbare Ursache ihrer Unsichtbarkeit. Allerdings muß der Eindruck des Vorhandenseins von Querstreifenstrukturen immer auch dort entstehen, wo in der Membran zwar keine Erhabenheiten und Verdickungen, aber Vertiefungen (Verdünnungen) wie die vorhin beschriebenen anwesend sind.

Solche Vertiefungen gewahrte ich sowohl bei *Ph. hispidulus* (Abb. 4e, Kreis), als auch bei *Ph. pyrum* (Abb. 8l, Kreis), wobei diese Alveolen, die reihenweise die Membranstreifen säumen, porenähnlich in die Tiefe zu reichen schienen. Bei genauerer Untersuchung waren keinerlei bemerkenswerte Unterschiede im Aufbau der Membranen der *Hispidulae*, der *pyrum*- und der *pleuronectes*-Formen zu erkennen. Ausgesprochene Querstreifen fehlten den beiden ersten. Demgegenüber fand ich bei *Ph. Arnoldi* und *Ph. triqueter* sehr wohlausgebildete Querstreifen. Diese bleiben nicht immer einfache Querbalken, vielmehr sind neben einfachen gelegentlich auch V-, X- und Y-förmige zu sehen. Manchmal scheint es, als würden sich die Wannen zwischen den Gyren in Querreihen porenähnlicher Vertiefungen auflösen (Anmerkung 9).

4. Porenapparat und Schleimemergenzen.

In der EKH sind schon von KLEBS Poren nachgewiesen worden, die der Schleimausscheidung dienen. Offenbar gibt es dafür verschiedene Anlässe. KLEBS (1883, S. 274/78, Tafel II, Fig. 9; 1886/88, S. 403ff.) beschrieb die Ausstoßung von Schleimfäden und Schleimstäbchen, die (besonders nach Zusatz von Karminessigsäure) als sog. „Tektine" aus der porösen Körperhülle hervorstrahlen und unter starker Wasseraufnahme miteinander zu einer geschlossenen Schleimhülle verquellen. Die Schleimfäden gehen aus besonderen, mit Karminessigsäure sich intensiv färbenden kugeligen Stellen des peripheren Cytoplasmas hervor (KLEBS, ebd. S. 406). Über die flächenhafte Verteilung der betreffenden Poren sagt KLEBS nichts aus; vermutlich liegen sie in großer Zahl über die Körperoberfläche verstreut (Anmerkung 10).

Bei *Ph. pyrum* beobachtete ich einmal eine (möglicherweise krankhafte) Sekretion eines zähen, klebrigen Schleimes, so daß die Zellen im Kulturgefäß massenhaft miteinander verklebten. Ob es sich dabei etwa um „extramembranöses Plasma" im Sinne SCHÜTTS (1899) gehandelt habe, vermochte ich nicht zu entscheiden. Sollte im übrigen das feine, dünne Häutchen, die sog. „Epicuticula"[1], die von LEFÈVRE (1932c, 1934) und von CHADEFAUD (1937, S. 124; 1938, S. 537 und 539, Abb. 1) bei Euglenen gesehen worden ist, mit extramembranösem Protoplasma in Zusammenhang zu bringen sein? Strittig bliebe dann nur die Frage nach der etwaigen Funktion eines solchen mit dem Cytoplasma kommunizierenden Plasmaüberzuges.

[1] Terminus der Zoologie.

Bei gewissen Eugleninen sind — längs der Gyren — Poren zu finden, durch die Schleimsubstanzen hervortreten können, deren Ansammlung außerhalb des Zellkörpers zur Entstehung von Schleimhöckern, sog. „Protuberanzen", führt. Bei *Ph. hispidulus* und verwandten Formen, bei *Eu. spirogyra*, *Eu. fusca* und manchen *Lepocinclis*-Arten sind die Membranstreifen mit perlschnurartig aneinandergereihten, annähernd kegelförmigen oder kunstvoll geformten Wärzchen besetzt (vgl. Lefèvre 1933b, S. 411, Abb. 1—7 sowie Tafel 1), die durch Eisenhydroxydeinlagerung (Klebs 1883, S. 240/41) gelb, braun oder schwärzlich verfärbt sein können. Nach Deflandre (1931) und Lefèvre (1932b) bestehen diese Wärzchen aus einem Spezialschleim *(mucus spécial)*.

Lefèvre (ebd.) wies auf die große Bedeutung des mit jenen Ausscheidungen im Zusammenhang stehenden Schleimapparates (*appareil mucifère*, P. Dangeard 1928) hin (Disk.: Conrad 1943b, S. 15; Deflandre 1932, S. 231, Fußnote 1).

Klebs (1883, S. 240) erkannte, daß die Schleimhöcker reihenweise abgestoßen und neugebildet werden können. Skuja (1948, S. 197), der die Schleimhöcker von *Eu. spirogyra* ebenfalls untersuchte, erwähnt, daß durch die von Zeit zu Zeit erfolgende Abstoßung der mit dem Alter spröde gewordenen Höcker die Zelloberfläche ein scheckiges Aussehen annimmt. Deflandre (1932, S. 229) sah die Warzen sich nach einem langen Aufenthalt in Glyzeringelatine ablösen. Er behandelte sie mit verschiedenen Farbstofflösungen und fand, daß sie nicht dieselben Farbstoffe aufnehmen wie die Membran und daß sie nicht deren Bestandteile, sondern *akzessorische Hüllenbildungen*[1] seien. Bereits P.-A. Dangeard (1889) hatte vermutet, daß sie durch eine Exsudation von Protoplasma durch die Membran hindurch erzeugt würden.

Ich habe diese Gebilde bei *Ph. hispidulus* untersucht und dabei im optischen Querschnitt ungefähr quadratische neben mehr oder weniger unregelmäßig geformten Wärzchen finden können. In Tuscheausstrichpräparaten wurde erkennbar, daß einer jeden Warze eine Pore entsprach und daß dort, wo Poren paarweise nebeneinanderliegen, auch die Schleimhöcker verzwillingt sind (Abb. 7c, d).

Beim Wachstum der KH (Abschnitt I C, 1) werden sichtlich auch die Poren, aus welchen die Schleimhöcker entspringen, verdoppelt bzw. geteilt. Die Verdoppelung kann, wie Mikrophotogramme zeigen, sowohl in der Richtung der Gyren als auch in der dazu senkrechten (d. h. in Querrichtung) erfolgen entsprechend den Richtungen des KH-Wachstums (ebd.). Bei Wachstum in Querrichtung (Weitenwachstum, circumferentiellem Wachstum) bleiben die Schleimhöcker dabei samt ihrem alten Porus am Orte ihrer Entstehung, während der neuentstandene Filialporus (bzw. das Filialporenpaar) passiv auswandert (Abb. 7c, d) und seinerseits bald neue, junge Schleimhöcker ausbildet. Der bisweilen quadratische optische Querschnitt der Schleimhöcker (Abb. 7b) mag als Resultante der beiden Wachstumsrichtungen aufgefaßt werden können.

Die Warzenreihen werden sowohl in der Natur als auch in Kulturen (besonders in alternden, an Nährstoffen verarmenden) mitunter lückenhaft ausgebildet

[1] Den „sekundären" Hüllenbildungen der Eugleninen, insbesondere den Gehäusebildungen, sind schon früher von Klebs, Deflandre u. a. und neuerdings von Pringsheim (1953b) eingehende Spezialstudien gewidmet worden; sie konnten in vorliegender Arbeit nicht berücksichtigt werden.

(Abb. 7a) und können unter Umständen ganz dahinschwinden; jedoch bleiben, wie sich gezeigt hat, ihre Initiallinien, die Gyren (Spiren), dabei zahlenmäßig in der Norm (LEFÈVRE 1932b, S. 202).

Die Poren selbst, aus welchen die Protuberanzen hervortreten, erscheinen nicht in regelmäßiger Zahl; paarige Poren können mit einzeln stehenden abwechseln (Abb. 7d). Die Anzahl der Schleimhöcker eines jeden Gyrus kann im Hinblick auf die Möglichkeit örtlicher Schwankungen in der Geschwindigkeit, mit der die Hülle wächst und mit der sich auch die Poren in Längsrichtung vermehren, wohl nicht als ein konstantes Merkmal angesehen werden.

Bei gewissen Eugleninen sind trichocystenähnliche Schleimkörperchen

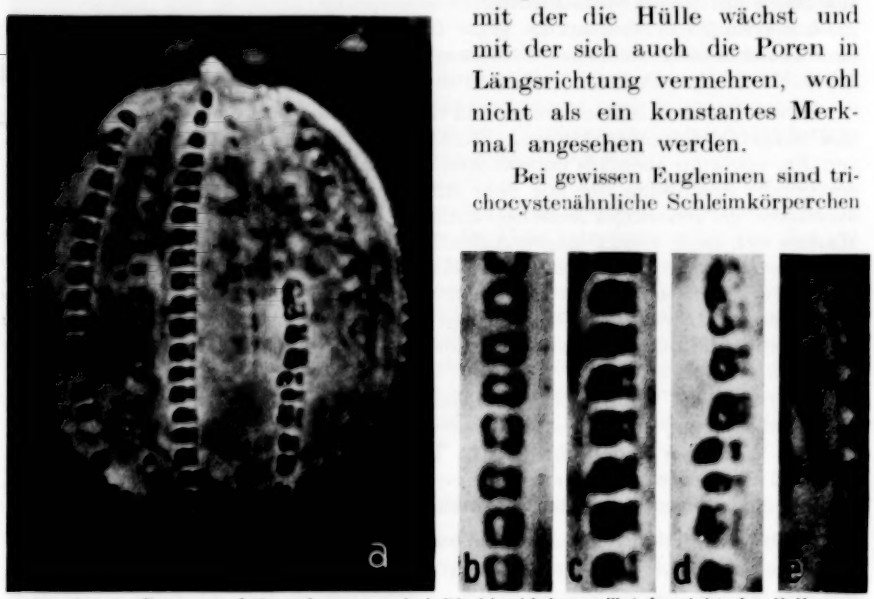

Abb. 7a—e. Poren und Protuberanzen bei *Ph. hispidulus*. a Totalansicht der Zelle mit unvollständigen Warzenreihen (Vergr. um 2600mal); b—e Detailansichten von Protuberanzenreihen, e seitlich gesehen (Vergr. 5300mal). Die (kegelförmigen) Warzen sind meist im optischen Querschnitt getroffen, woraus sich gewisse Effekte erklären.

gefunden worden, die aus besonderen (nach F. GÜNTHER, S. 562; CHADEFAUD 1934, S. 106, 1938, S. 538; BOURRELLY 1951, regelmäßig helikoidal angeordneten) Poren austreten (vgl. hierzu GUILLIERMOND S. 185, CONRAD 1943b, S. 15) (Anmerkung 11).

Es verbleibt noch der antapikale Porus mit seinen Nebenporen, dessen Sekret bei Eugleninen dem Haften an einem festen Substrat (dem sog. „Sitzen", vgl. F. GÜNTHER S. 559—561, Tafel 15, Abb. 13), der Verankerung am Grunde eines Gehäuses *(Ascoglena, Klebsiella)* oder auch einer Art kolonialem Zusammenhalte dient (Disk.: FRITSCH 1935, S. 734) (Anmerkung 12).

Bei *Colacium* wird die Bildung der bekannten Schleimstiele anscheinend durch unmittelbare Schleimausscheidung aus dem Zellschlund bewirkt (vgl. SKUJA 1948, S. 201).

C. Das Wachstum der Körperhülle.

1. Art und Weise des Zuwachses von Körperhüllsubstanz.

Von besonderer Bedeutung ist zweifellos die Frage nach der Art und Weise der Erweiterung der KH, die als eine notwendige Folge der Cyto-

plasmavermehrung anzusehen ist, durch Wachstum. Das in der Literatur hierüber vorliegende Tatsachenmaterial ist überaus spärlich. HAASE (1910, S. 49) beobachtete, daß sich zwischen den alten Höckerreihen ihres Versuchsobjektes *(Eu. sanguinea)* neue bildeten, und schloß daraus auf ein *interkalares* Wachstum des Integuments. SKUJA (1948, S. 197) beobachtete bei *Eu. spirogyra*, daß parallel mit dem Anwachsen des Zellkörpers in gleichmäßigen Abständen neue Periplaststreifen oder Höckerreihen eingeschaltet bzw. ausgebildet würden. Von manchen Autoren wird eine *Interpolation* von Spiren (und deren Neubildung) bei kontinuierlich wachstumsfähiger KH angenommen, ohne daß damit die Wachstumsweise dieser Hülle befriedigend erklärt werden könnte.

Nach LEFÈVRE (1932b, S. 203/04; 1933, S. 794; vgl. BACHRACH und LEFÈVRE 1934) hat das Wachstum starrer, „ametaboler" Formen (wie etwa *Ph. pyrum*) eine vollständige (gleichsam am Anfang der Individualentwicklung, noch während der Teilung der Mutterzelle stattfindende) *Erweichung* der Membran im Sinne einer Verjüngung zur Voraussetzung und nimmt die Wachstumsfähigkeit der Eu.-Zellmembran mit ihrem Alter ab. Ametabole Formen, deren Jugendstadien eine noch plastische, wachstumsfähige Membran besäßen, würden im Laufe ihres Lebens unter allmählicher Verhärtung ihrer Membran wachstumsunfähig: «Une cellule qui végète sans se diviser ne s'accroît plus» (1932b, S. 204) (vgl. hierzu Abschnitt I A, 7 und II B, 6).

Wie Beobachtungen ergeben, erstreckt sich die Abnahme der Wachstumsfähigkeit der EKH mit zunehmendem Alter nicht auf die gesamte Körperoberfläche gleichmäßig und auch nicht über das ganze Leben der Zelle gleichförmig, vielmehr ist zu erkennen, daß breitere, sichtlich erwachsene und schmalere, mit zunehmendem Alter sich verbreiternde Zonen bei heranwachsenden Individuen stetig miteinander abwechseln. Ohne Zweifel ist hier ein lokales Wachstum im ungefähren Sinne eines „Streifenwachstums"[1] gegeben. Dieses kommt, so meine ich, in diesem Falle einer *Sprengung* gleich, wie denn auch in neuester Zeit bekannt geworden ist (FREY-WYSSLING und STECHER 1951, STECHER 1952), daß das Intussuszeptionswachstum selbst auf elektronenmikroskopisch nachweisbaren Sprengungen des Mikrofibrillengeflechts der Zellwand (das die Grundmasse der verschiedensten Algen- und Pilzmembranen bildet, vgl. FREY-WYSSLING und MÜHLETHALER 1950) und auf Einflechtung neuer Mikrofibrillen in die so entstandenen Zwischenräume („Mosaikwachstum") beruhe. — Die an Volumen zunehmende Eugleninenzelle „sprengt" ihre ganze erstarrende Hülle im Laufe ihres individuellen Daseins mehrfach und schaltet junge, wachstumsfähige Zonen in sie ein. Es ist kaum anders denkbar, als daß diese Rindenschicht nicht nur einmal proportional dem Alter der Zelle wachstumsunfähig wird, wie es etwa bei den Desmidiaceen geschieht, sondern daß ihr Wachstum innerhalb erheblich kürzerer Perioden zum Stillstand kommt, so daß mehrere

[1] SCHOCH-BODMER und HUBER (l. c.) geben eine Übersicht über die einschlägigen Typen des Flächenwachstums.

aufeinanderfolgende „Sprengungen" und Interkalationen notwendig sind, um der steten Volumzunahme des Zellkörpers gerecht zu werden (vgl. Anmerkung 13).

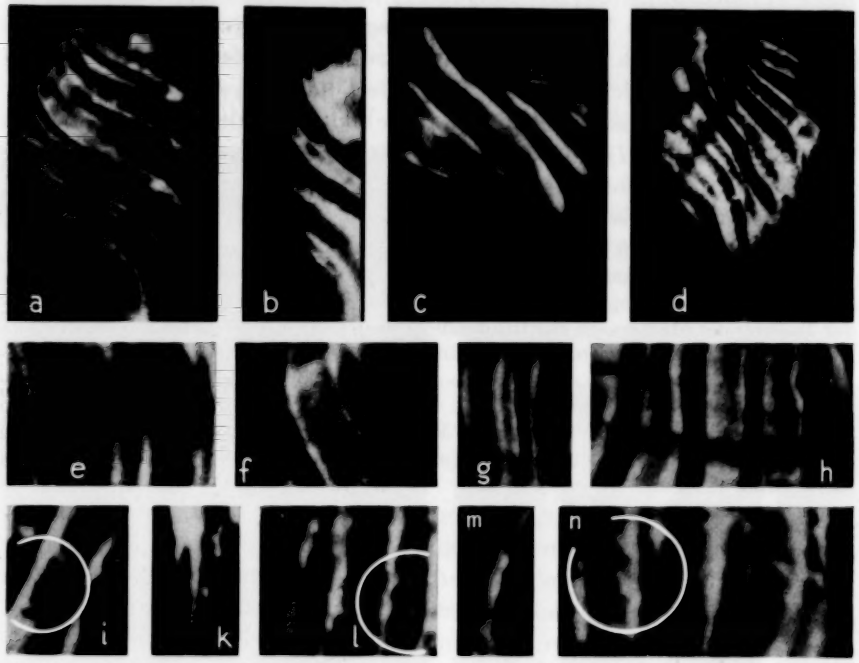

Abb. 8a—n. *Phacus pyrum* in verschiedenen Stadien der interkalaren Membranbildung (s. Text). Vergr. a—d 1800mal; h 2900mal; e—g und i—n um 3600mal[1].

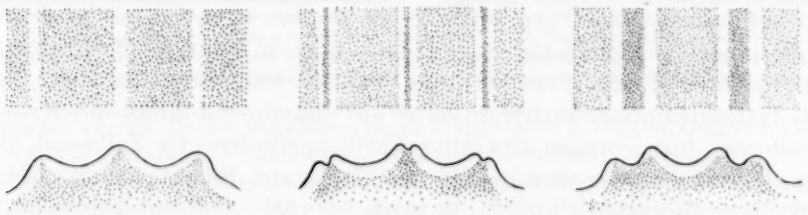

Abb. 9a—c. Schema der interkalaren Membranbildung bei Eugleninen.

Das Interkalarwachstum der EKH findet nach meinen Beobachtungen in der folgenden Ordnung statt.

In den Gyren zeigen sich zunächst reihenweise angeordnete, mit Kontrastmitteln (Tusche) deutlich sichtbar werdende Grübchen (Abb. 8i, Kreis), das sind Stellen schwächerer Abscheidung von Körperhüll-

[1] Die hier verzeichneten Artnamen können im Hinblick auf die zur Zeit noch darniederliegende Systematik sowohl der *pyrum*-Formen als auch der *hispidulae*- und der *pleuronectes*-Formen nur mit Vorbehalt gelten.

substanz (vielleicht aber auch Stellen verstärkter cytolytischer Korrosion; vgl. Abschnitt I A, 7 sowie Anmerkung 8), zugleich Orte verminderter Dehnungsresistenz. Die Gyren erscheinen bei weiterer Ausdehnung der Grübchen, die schließlich eine zusammenhängende Furche zu bilden beginnen, geklüftet und zweispurig, sie haben sich *gespalten*. Die zwiegespaltenen Gyren schließen zunächst nur schmale, mit fortschreitendem Zellwachstum sich verbreiternde Zonen ein (Abb. 9a—c), die sich bei Anwendung von Tusche mit dieser erfüllen und sich stärker schwärzen können als die benachbarten älteren und ebeneren Flächenstücke (Abb. 8a und 10A).

Allem Anschein nach kann aber auch der Fall eintreten, daß die jüngeren Zonen heller und die älteren dunkler erscheinen, dann nämlich, wenn die Gyren (wie

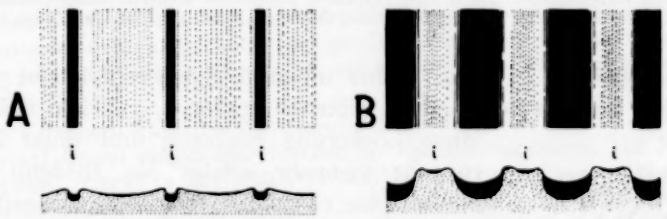

Abb. 10 A u. B. Typen der Membranbildung: A „demerser", B „emerser" Typ (Erklärung im Text); *i* Interkalarzonen.

bei *Ph. pleuronectes*) stark ausgeprägt sind und wenn die in ihnen bei der Spaltung sich neubildenden Vertiefungen im Vergleich zu den schon vorhandenen Tälern zunächst geringfügiger und flacher sind (Abb. 10B). Den ersten Fall möchte ich als den *demersen*, den zweiten als den *emersen* Typus bezeichnen (Abb. 10A und B).

Die jeweiligen Spaltungsprodukte eines Gyrus erscheinen, entsprechend dem jeweiligen Entwicklungszustand des Individuums, bald paarweise einander genähert, bald weiter voneinander entfernt, sie streben auseinander, bis sie in gleichen Abständen über die Zelloberfläche verteilt sind und ihrerseits einer neuen Spaltung entgegengehen können.

„Risse" s. str. in der Hüllschicht, wie sie bei Sprengungen anderer Algenmembranen auftreten mögen, sind nicht nachzuweisen. Keinesfalls erscheint die EKH mehrschichtig, wodurch unter einer etwa gesprengten äußeren Schicht eine zweite intakte zum Vorschein kommen könnte. Man könnte mit einigem Recht sagen, die Hülle werde „plastisch" gesprengt, wobei vorderhand nur der Umstand einige Unklarheit verursacht, daß die Orte oder Zonen des lokalen Wachstums bzw. der Sprengung mit den Gyren koinzidieren, deren (Organoid-)Natur noch dunkel ist.

Das Faktum der „Sprengung" scheint wenigstens insoweit gegeben zu sein, als die Membranflächenstücke, die vorher eng aneinander anschlossen, infolge der Vergrößerung des Zellvolumens *passiv* auseinandergeraten wie Schollen auf einer magmatischen Unterlage, sobald ihr

gegenseitiger Zusammenhang gelockert bzw. die Veränderung ihrer gegenseitigen Lagebeziehung durch Einlagerung von Stellen geringerer

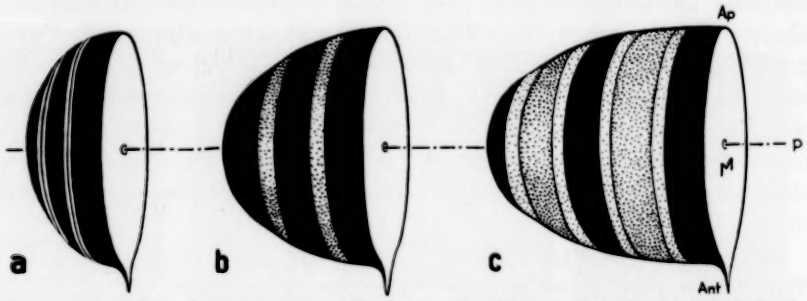

Abb. 11 a—c. Interkalarwachstum der Eugleninenmembran, demonstriert am Beispiel einer hypothetisch untordierten, nach ihrer Mediane halbierten Eugleninenzelle, schematisch (*M* Medianfläche, *p* Perlateralachse, *Ap* Apex, *Ant* Antapex der Zelle).

Membranresistenz in einen vorher integren Gyrus ermöglicht wurde. So wenig, wie das Zellvolumen plötzlich zunimmt, vollzieht sich auch diese Lockerung ruckartig und unter Zerstörungen; vielmehr erfolgt sie fließend unter allmählicher Verbreiterung der betreffenden Zone.

Abb. 12. Gyrenschar einer Eugleninenzellhälfte, zeichnerisch aus ihrem gegenseitigen Zusammenhange gelöst, die Ringform und die Verschmälerung dieser Ringe in den Polgegenden bei tordierten Formen zeigend.

Durch den interkalaren Zuwachs mögen die „lateralen" Partien der Zelle in der in Abbildungen 11 a—c schematisch dargestellten Weise nach außen gedrängt werden. Hierbei sind in Wirklichkeit die faßreifenähnlichen Interkalarzonen, so wie ich sie sehe, nicht einheitlich breit, sondern in Apexnähe schmaler als in der Nähe des größten Zellumfanges, am Antapex sogar verschwindend schmal und dazu verwunden zu denken (Abb. 12).

Übrigens sind nicht nur von der Außenfläche, sondern auch von der Innenfläche der EKH plastische Bilder zu bekommen, die nach dem jeweiligen Entwicklungszustand der KH-Strukturen verschieden sind. Es sind, wie ich direkt sehen konnte, die Paramylonkörner mancher *Phacus*-Arten (*Ph. pyrum* und verwandte Formen), soweit sie der KH im Leben eng angelegen hatten, durch Hineinwachsen in die Rippen formgetreue Abgüsse der Innenseite der KH geworden. Nach ihrem Freiwerden durch den Zerfall der Zellorganisation erscheinen die betreffenden Paramylonkörner schon im gewöhnlichen durchfallenden Licht gerippt, wie die KH es gewesen war. Im Tuschekontrast erscheinen diese Rippen noch wesentlich deutlicher. Es kommen bei *Ph. pyrum* Körner mit meist 1—3 Rippen vor, die nichts mit der etwaigen genuinen Spiralstruktur des Paramylons zu tun haben, zumal diese Rippen hier nur kleine Bruchstücke von

Spiralen sind. Darüber hinaus sind an der Oberfläche, die der Körperhülle zugewandt war, feine Punktierungen zu erkennen, offenkundig Vertiefungen, die ich für eine Art Abbild der Porenstruktur der Körperhülle halten möchte.

Im Hinblick darauf, daß die den Paramylonkörnern von der Hülle aufgeprägten Skulpturen sichtlich alle Veränderungen mitmachen, die die Hülle im Verlaufe ihres Wachstums erleidet, und im Hinblick auf die bisweilen so enge Nachbarschaft beider, für die es bis jetzt keine Erklärung gibt, scheint mir ein ursächlicher Zusammenhang zwischen KH-Wachstum und Paramylonspeicherung nicht ausgeschlossen zu sein. Bemerkenswerterweise sind eigentliche Befestigungsmittel zwischen Paramylon und KH nicht zu erkennen und ist auch die Notwendigkeit einer solchen (im übrigen nicht obligaten) Befestigung nicht ohne weiteres einzusehen.

Es wäre zu untersuchen, welchem Typus der Membranbildung im Sinne der Einteilungsweise Schiffners (1926) die Membranbildung bei den Eugleninen angehört. Daß diese zentripetal erfolgt, dürfte auf Grund analoger Fälle außer Zweifel stehen. Verspätet in bezug auf den Zeitpunkt der Zellteilung findet sie nicht statt, ebensowenig verfrüht, denn sie findet, wie direkt zu sehen ist (Abb. 8d), fortwährend statt, ohne selbst durch den Zellteilungsprozeß sichtlich gestört oder aufgehalten zu werden. Ich habe nicht gut die Erscheinung der interkalaren Wandbildung mit einem der bei Schiffner vertretenen Fälle zur Deckung zu bringen vermocht.

Die Veränderlichkeit des Membranreliefs wurde bereits von Lefèvre (1932b, S. 204) auf Grund eingehender Studien an Speciesreinkulturen von Eugleninen beschrieben. Lefèvre hat (1931, S. 345) bereits richtig vermutet, daß diese «instabilité notoire» der Zellornamentik, die er als „morphologische und ornamentale Variation" bezeichnet (vgl. Abb. 2c—f), hauptsächlich durch das Alter der Zelle bedingt sei. Auf Grund analoger Beobachtungen an Speciesreinkulturen komme ich meinerseits zu der Überzeugung, daß diesen Schwankungen des KH-Reliefs von Zellen einer und derselben Eugleninenart keine bleibenden individuellen Abweichungen vom Normalhabitus, sondern unausbleibliche, bei jeder Zelle in deren Individualentwicklung rhythmisch wiederkehrende Änderungen des Entwicklungszustandes der KH, mithin Wachstumserscheinungen, zugrunde liegen (vgl. Abschnitt I C, 1).

Die Gyren als die Träger dieser Veränderungen wären zu charakterisieren als Zonen vermehrter Abscheidung von KH-Substanz vom Protoplasten (Trophoplasten) her, als Zonen verminderter Membranresistenz und als morphologisch wie physiologisch vorherbestimmte Zonen des harmonisch geregelten interkalaren Wachstums der Körperhülle.

Der Gyrenspaltungsprozeß pflegt nach meinen Beobachtungen in der Körpermitte, wo die Zelle am dicksten ist, zu beginnen und gegen die Pole hin fortzuschreiten.

Es darf vermutet werden, daß auch die binären Gyren (Spiren), die Lefèvre (1934) am Beispiel von *Ph. curvicauda* zeichnerisch dargestellt hat (vgl. Pochmann 1942, S. 85, Abb. A; Conrad 1943b, S. 12) im Grunde temporäre Entwicklungszustände kurz nach erfolgter Gyrenspaltung sind (vgl. Abb. 8e und f!).

Dort, wo junge, dünne Gyren interkurrent zwischen robusteren angetroffen werden, sind sie sichtlich gleichaltrige Abkömmlinge schon vorhandener Gyren, von welchen sie inäqual abgespalten wurden und von denen sie infolge der Volumzunahme des Protoplasten allmählich passiv abgewandert sind. Hierfür spricht besonders der Umstand, daß diese schwächeren Gyren nur selten genau in der Mitte zwischen zwei

stärkeren (wie es z. B. LEFÈVRE 1932a, S. 327/28, Abb. 21 bei *Ph. pyrum* darstellt), weit öfter aber in der Nachbarschaft eines stärkeren Gyrus angetroffen werden. In keinem Falle fand ich bei meinen Versuchsobjekten Anzeichen eines etwaigen Auftauchens von Gyren *de novo* aus der KH. Ein solches wird vorgetäuscht durch deren gelegentliche (oder sogar vorherrschende und häufige?) inäquale Spaltung, bei der der Eindruck entstehen kann, die dünneren, abgewanderten Gyren seien die jüngeren, interpolierten (Abb. 13) (vgl. Anmerkung 15).

In Absicht auf das in Abschnitt I A, 6 Gesagte möchte ich als wahrscheinlich annehmen, daß die EKH weder ihrer gesamten flächenhaften Ausdehnung nach mit dem Protoplasten eine unzertrennliche Einheit

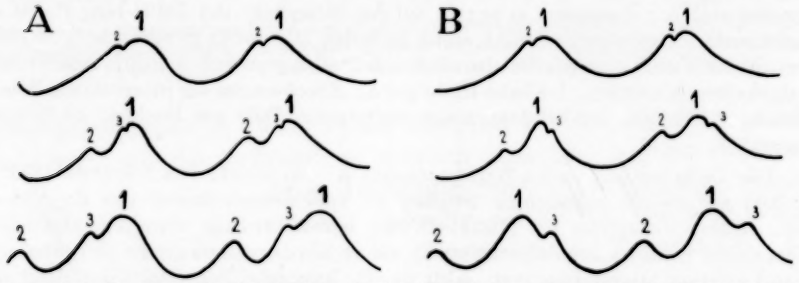

Abb. 13 A u. B. Versuch einer schematischen Darstellung der inäqualen Gyrenspaltung A einseitige, B alternierende inäquale Spaltung, hypothetisch.

bildet, noch daß sie ihrer gesamten flächenhaften Ausdehnung nach ohne Gewaltanwendung von ihr trennbar ist, sondern, daß die juvenilen Interkalarzonen einen etwas engeren, kontinuierlicheren funktionellen Zusammenhang mit dem Protoplasten haben als die vermutlich alloplasmatischen, erwachsenen Zonen, die dem Cytoplasma peripher adhärieren. Diese Auffassung wäre damit vereinbar, „daß sich die Primärwand nicht an der Oberfläche des Protoplasten bildet, sondern daß sie während des Wachstums vom lebenden Protoplasma durchtränkt ist" (FREY-WYSSLING, MÜHLETHALER und WYCKOFF 1948; vgl. SCHOCH-BODMER und HUBER, l. c., S. 189).

Wie die Membranhälften anderer einzelliger Organismen, so scheinen auch die ‚Membranhälften' der Eugleninen im Laufe ihrer Weiterentwicklung immer unähnlichere äußere Anlagen (Membranstrukturen usw.) davonzutragen, was zuletzt auf die schon mehrfach in der Literatur erörterte Ungleichheit der Schwesterzellen hinsichtlich ihrer Anlagen hinauslaufen mag (vgl. Abb. 14, D_4!). KÜSTER (1935, S. 586) stellt die Frage nach dem weiteren Schicksal solch ungleicher Anlagen.

Nach der Theorie LEFÈVRES (1933a, S. 796) besitzen die Eugleninen — wegen der angegebenen Fähigkeit der vollständigen Erweichung — eine stets an beiden Zellhälften gleich alte, „homogene" Membran im Gegensatze zu den Desmidiaceen und den Dinomonaden, deren Halbzellen ungleichaltrige, daher „inhomogene" Membranen hätten. Wir sind in-

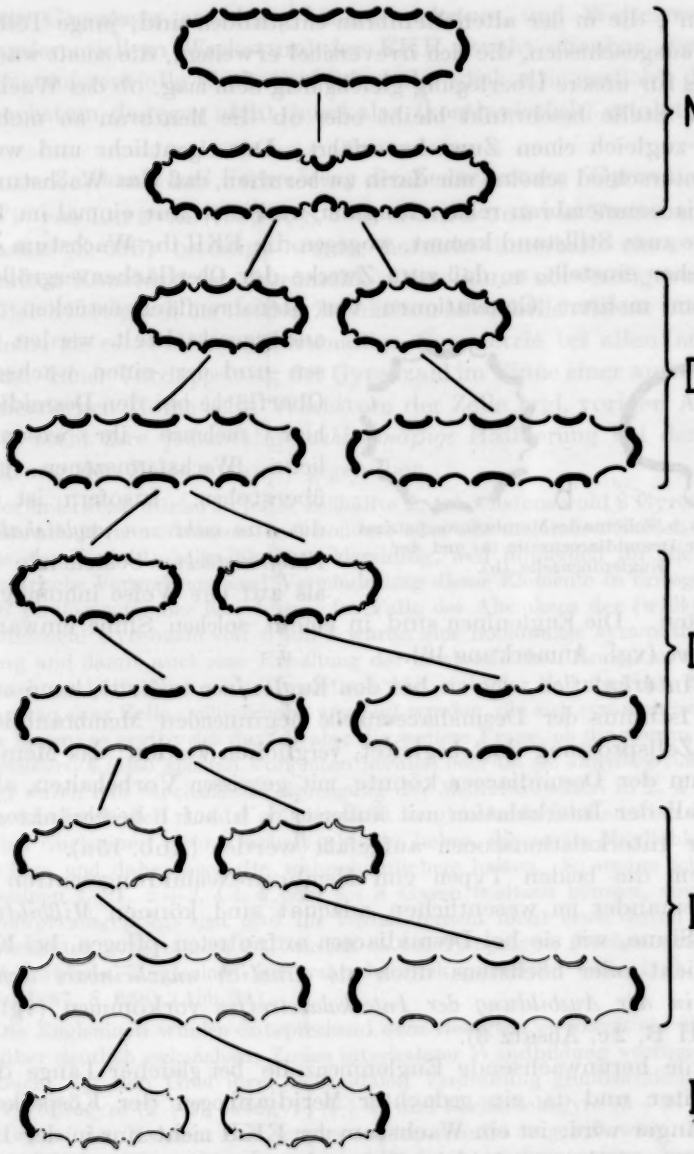

Abb. 14. Genealogie des interkalaren Flächenzuwachses der EKH. *M* Muttergeneration D_1, D_2, D_3, D_4... Deszendenzen.

dessen auch bei den Eugleninen, wie ich finde, nur sehr bedingt berechtigt, von einer solchen „homogenen" Membran zu sprechen. Im Grunde vollzieht sich in der Eugleninenmembran etwas Ähnliches wie bei der „heterogenen" Desmidiaceenmembran: in beiden Fällen werden in den

„Lücken", die in der alten Membran entstanden sind, junge Teilmembranen ausgeschieden, die sich irreversibel erweitern, die somit wachsen, wobei es für unsere Überlegung gleichgültig sein mag, ob das Wachstum auf eine Stelle beschränkt bleibt oder ob die Membran an mehreren Stellen zugleich einen Zuwachs erfährt. Der eigentliche und wesentliche Unterschied scheint mir darin zu beruhen, daß das Wachstum der Desmidiaceenmembran relativ langsam, und zwar nur einmal im Leben der Zelle zum Stillstand kommt, wogegen die EKH ihr Wachstum offenbar rascher einstellt, so daß zum Zwecke der Oberflächenvergrößerung gleichsam mehrere Generationen von Membranflächenstücken ineinandergeschachtelt werden müssen und der einen wachsenden Oberfläche bei den Desmidiaceen hier mehrere ihr wesensähnliche Wachstumszonen gegenüberstehen. Insofern ist auch die aus *mehreren ungleichaltrigen Flächenstücken* bestehende EKH als auf ihre Weise inhomogen zu betrachten. Die Eugleninen sind in einem solchen Sinne einwandfrei *plakoderm* (vgl. Anmerkung 16).

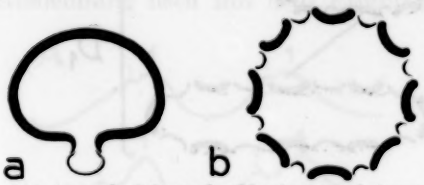

Abb. 15a u. b. Schema des Membranwachstums bei der Desmidiaceenzelle (a) und der Eugleninenzelle (b).

Die Interkalation, wie sie bei den Eugleninen auftritt, kann so mit der im Isthmus der Desmidiaceenzelle beginnenden Membranbildung, die die Zellsprossung dort begleitet, verglichen werden; das Membranwachstum der Desmidiaceen könnte, mit gewissen Vorbehalten, als ein Sonderfall der Interkalation mit äußerst, d. h. auf 1 beschränkter Anzahl der Interkalationszonen aufgefaßt werden (Abb. 15a).

Indem die beiden Typen von Membran-Neubildungszentren oder -zonen einander im wesentlichen adäquat sind, können *Mißbildungen* in dem Sinne, wie sie bei Desmidiaceen aufzutreten pflegen, bei Eugleninen nicht oder höchstens doch als *gänzlich unscheinbare Schwankungen in der Ausbildung der Interkalarstreifen* vorkommen (vgl. Abschnitt II B, 2c, Absatz 3).

Da die heranwachsende Eugleninenzelle bei gleicher Länge dicker und breiter und da ein gedachter Meridianbogen der Körperkontur immer länger wird, ist ein Wachstum der EKH nicht nur in der Breite bzw. Weite, sondern auch in der Länge (d. h. in der Richtung des Spiralverlaufes) als notwendig anzunehmen.

SCHILLER (1952, S. 414/15) fand bei *Eu. acus* eine geringe Längenzunahme, die bis zu 19% der Breitenzunahme betrug.

Das sicherste Anzeichen für eine (wenngleich unauffälligere) Längsstreckung der Zelle scheint mir (nächst der Längenzunahme der Zelle als solcher) die Zwillingsbildung von Schleimprotuberanzen (vgl. Abschnitt I B, 4) zu sein, die auf ein passives Auseinanderwandern von Poren in Richtung des Gyrenverlaufes, schließen läßt.

Der Gegensatz zwischen Längenwachstum und Weitenwachstum (circumferentiellem Wachstum) der EKH beruht offenbar darin, daß das circumferentielle Wachstum interkalar (diskontinuierlich), das Längenwachstum dagegen nicht interkalar (kontinuierlich) erfolgt.

2. Anzahl und Vermehrung der Zuwachszonen (Gyren).

Wie von LEFÈVRE (1932b, S. 205) erkannt und von PRINGSHEIM und HOVASSE (S. 506) bestätigt wurde, herrscht innerhalb einer Speciesreinkultur Konstanz der Gyrenzahl. Diese kann notwendigerweise nur auf Gleichwertigkeit der beiden Zellhälften hinsichtlich dieser Strukturen beruhen; sie setzt deren zahlenmäßige Symmetrie bei allen Individuen voraus. Einer Verdoppelung der Gyrenzahl im Sinne einer aufsteigenden Geometrischen Reihe beim Wachstum der Zelle (vgl. vorigen Abschnitt I C, 1) steht ihre jedesmalige *zahlenmäßige* Halbierung bei der Durchschnürung der Zelle (s. dort) gegenüber.

Normalerweise dürfen an jeder Zellhälfte 2, 4, höchstens wohl 8 Gyren erwartet werden; alle übrigen, höheren, insbesondere aber alle ungeraden Zahlen (mit Ausnahme der Einzahl) halte ich für widersinnig, weil hinderlich für die geregelte symmetrische Vermehrung und Verminderung dieser Elemente in ontogenetischer wie in phylogenetischer Beziehung. Im Falle des Absinkens der (willkürlich angenommenen) Gyrenzahl von 6 auf 3 würde eine nochmalige symmetrische Halbierung und damit auch eine Erhaltung der artspezifischen Konstanz der Gyrenzahl nicht mehr möglich sein. Theoretisch wäre wohl der Fall denkbar, daß einmal 6 Ringe an einer Zelle „willkürlich" angelegt wurden, die sich symmetrisch in 3 + 3 teilen lassen; es ergibt sich daraus aber die weitere Frage, ob die Gyren uranfänglich *willkürlich* (also spontan von innen heraus) oder ob sie *unwillkürlich* (zwangsläufig) durch rein mechanische Sprengung der Membranhälften in 2, 4 Teile usw. entstanden sind. Ich möchte, solange nicht vergleichende Studien über die Gyrenzahl bei Eugleninen mehr Klarheit gebracht haben, die zweite Möglichkeit für die einfachere und daher auch die wahrscheinlichere halten. So meine ich, daß die Eugleninen 1 + 1, 2 + 2, 4 + 4 oder 8 + 8 Gyren besitzen können, soweit solche überhaupt ausgeprägt sind und ihr Vorhandensein nicht etwa durch Kiele und Körperkanten vorgetäuscht ist, wie ich es bei *Gyropaigne*, *Petalomonas* und ähnlichen farblosen Eugleninen für wahrscheinlich zutreffend halte (vgl. BÜTSCHLI 1883—1887, S. 668) (Abb. 24).

Die Eugleninen würden entsprechend dem Gesagten — soweit sie über Gyren, also über deutlich erkennbare Zonen interkalarer Wandbildung verfügen — ohne Rücksicht auf den Grad ihrer helikoidalen Verdrehung grundsätzlich in digyre (1 + 1), tetragyre (2 + 2), oktogyre (4 + 4) und hekkaidekagyre (8 + 8) einzuteilen sein, wobei die Existenz der letztgenannten bereits ungewiß wäre. Schon bei einer relativ geringen Gyrenfrequenz, z. B. 4 + 4, erscheinen jene, besonders bei stark gedrehten und bei sehr fein gestreiften Formen, stark gehäuft, so daß die Feststellung der normalen Gyrenfrequenz durch Unübersichtlichkeit erschwert ist.

II. Abschnitt. Vorgänge bei der Teilung der Körperhülle.

Die Längsteilung (fission binaire, binary fission) der Euglenen wurde von KLEBS (1883, S. 279—282), BÜTSCHLI (1883—1887, S. 747/48), ZUMSTEIN (1900,

S. 164—171), DANGEARD (1902) und Späteren eingehend studiert, erstmalig jedoch wahrscheinlich von EHRENBERG (1838) beobachtet.

Allgemein hat man erkannt, daß „in der Mitte des oberen Randes die Zelle eine Einschnürung bekommt, die allmählich tiefer geht"; daß die Teilung im Zustande der Ruhe oder im geißelbeweglichen Zustand, innerhalb einer Schleimhülle oder ohne eine solche erfolgt und daß die beiden Teilungspartner lebhafte metabolische Bewegungen ausführen, während das ungeteilte Hinterende zumeist in Ruhe verharrt. Für *Eu. spirogyra* gibt KLEBS an, daß abwechselnd das eine Teilstück sich ausdehnte und das andere sich verkürzte, wobei beide „rotierten". Auch ZUMSTEIN (1900, S. 167) findet, daß die allmähliche Trennung der beiden Sprößlinge „unter den mannigfaltigsten Zerrungen und Torsionen" erfolge. Exaktere Vorstellungen von den Bewegungsabläufen bei der Teilung der Eugleninenzelle mangelten damals noch gänzlich.

A. Scheinbarer Vorgang der Teilung.

Von den älteren Autoren wurde der Spiralbau der EKH noch nicht als ein den Teilungsablauf beeinflussendes Moment erkannt; insbesondere hatten jene sich nicht über das Schicksal, das die Spiralstreifung bei der Teilung erleide, geäußert. Erst LEFÈVRE wurde vor nunmehr 2 Jahrzehnten auf diese Verhältnisse aufmerksam und vermutete, daß bei der Längsdurchschnürung der Zelle auch die (transversal zur scheinbaren Fortpflanzungsrichtung der Schnürspalte verlaufenden) spiraligen Formelemente durchschnitten bzw. halbiert werden müßten, worauf von jeder der beiden Tochterhälften die verlorengegangenen Spirenhälften (demi-spires) regeneriert würden (1932b, S. 205).

Dies geschieht, wie hier klargelegt werden soll, nur dem Scheine nach; bei der Betrachtung von in Längsteilung begriffenen Euglenen entsteht der trügerische optische Eindruck, daß

1. die Halbzellen nur auseinanderklaffen „wie die Seiten eines Buches",

2. die spiraligen Formelemente buchstäblich durchschnitten werden müssen, wenn die Schnürspalte sie überwinden und das caudale Ende der Zelle erreichen soll,

3. die beiderseits der Teilungslücke liegenden, einander *scheinbar* zugehörigen vermeintlichen Halbierungsprodukte eines jeden Spiralelements vor der Durchschnürung jeweils *ein ganzes* solches Spiralelement gebildet hatten,

4. jede Tochterzelle „n" *halbierte* Spiren (Gyren) behält und die vermeintlich an die Tochterzelle abgetretenen Spirenhälften (demi-spires) regenerieren muß, anstatt daß jede Tochterzelle „n/2" *intakte* Spiren (Gyren) erbt.

B. Wirklicher Vorgang der Teilung.

1. Normaler Teilungsverlauf.

BAKER (1926) findet, daß der Teilungsspalt bei *Euglena* entlang der *Medianfläche* nach rückwärts fortschreite (Anmerkung 27). PRINGSHEIM

legte (in einem Kolloquium im Pflanzenphysiologischen Institut der ehemaligen deutschen Karls-Universität in Prag am 17. 11. 1937) dar, daß im Hinblick auf den Spiralbau der Eugleninen deren Schnürspalte einen gewundenen Verlauf nehmen müsse, und bahnte dadurch das Verständnis der *spiralen Teilung* grundlegend an. 1942 bildete ich (S. 104, Abb. W) ein Teilungsstadium von *Phacus* mit solch spiraligem Verlauf der Teilungsfurche ab. Es zeigt sich aber, daß die spiralige Teilung mit der Erkenntnis des Helikoidalverlaufes der Schnürspalte allein noch nicht erklärbar ist; es müssen Funktionen hinzutreten, deren Abhandlung Gegenstand des IV. Abschnittes der vorliegenden Arbeit ist.

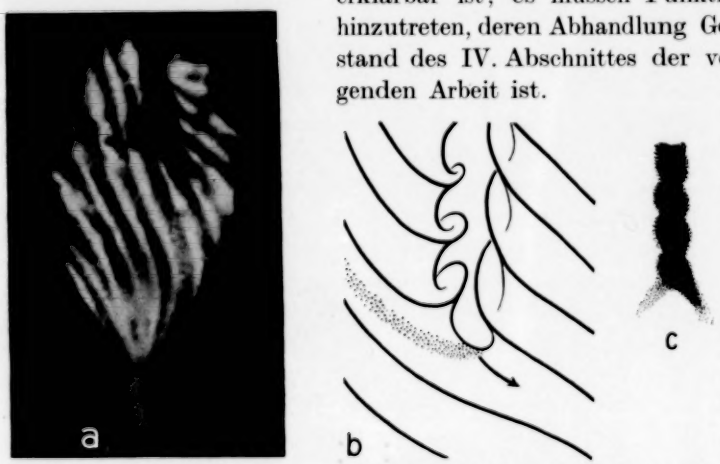

Abb. 16a—c. a Teilungsstadium von *Ph. pyrum* mit schieflaufendem MARKGRAFschem Medianschatten; b Teilungszone mit Andeutung der Fortpflanzungsrichtung des Schnürungsprozesses (Pfeil) und Andeutung der cismedianen Teilungsnaht (punktiert); c am Grunde gabelförmig verzweigter Tuscheausguß der Schnürspalte (schematisch).

Prof. MARKGRAF in München legte mir nahe, an der in Teilung begriffenen Zelle die schieflaufende, die spiralige Teilungsrichtung anzeigende spaltförmige Vertiefung auf irgendeine Art optisch nachzuweisen, damit ihr Spiralverlauf glaubhaft gemacht werden könne. Es gelang mir, diese mit gewöhnlichen Mitteln schwer nachzuweisende Vertiefung durch Ausfüllen mit einem Kontrastmittel (Tusche) als schieflaufenden *Schatten* deutlich darzustellen (Abb. 16a—c); ich möchte ihn den MARKGRAFschen *Medianschatten* nennen.

Die Teilung der KH beginnt mit einer Einschnürung am Geißelpol. Dieser Einschnürung geht in jedem Falle eine Reihe innerer Vorgänge, so die Kernteilung und eine Verdoppelung des Geißelapparates, voraus. Der Kern wandert in die Nähe der Schlundbasis empor (BAKER, BROWN, RATCLIFFE), kommt mit ihr in Kontakt, verlängert sich senkrecht zur späteren Teilungsebene, stellt sich in manchen Fällen schief zur Längsachse der Zelle ein (STEUER, S. 133/34, Abb. 6, 11; WENRICH, Tafel IV u. a.) und teilt sich. Das Stigma (falls vorhanden) wird geteilt (KLEBS 1883, S. 280; DANGEARD 1901; PRINGSHEIM 1937, S. 234; vgl. KÜSTER 1951, S. 335). Der Schlundraum verbreitert sich, die Anzahl

der Blepharoplasten und der Geißeln wird verdoppelt. Mitten zwischen den auseinandergetretenen Geißeln oder Geißelpaaren wächst eine plasmatische Scheidewand (Lobus) empor, durch die der Schlundraum geteilt wird (BAKER; HALL und JAHN; LOEFER; vgl. MÜHLDORF). Das Vorderende der Zelle nimmt ein etwas breites und eckiges Aussehen an; es bilden sich 2 „Höcker", die je ein Cytostom samt Geißeln enthalten (BĚLÁŘ 1916, LACKEY 1934). Nach Beendigung der Teilung des Schlundraumes beginnt der eigentliche Schnürungsprozeß mit dem Eintritt der Schnürspalte in den „Lobus". Das Cytoplasma teilt sich senkrecht zur Achsenrichtung der mitotischen Figur (GIMESI, S. 192, bei *Trachelomonas*). Die Spalte vertieft sich allmählich und läßt das dichotome Vorderende der Zelle gabel- oder sattelförmig auseinanderklaffen. Der mediane Spalt folgt eindeutig dem Windungssinn der Gyren (Abschnitt IV). In der caudalwärts fortschreitenden engbegrenzten Teilungszone vollzieht sich die Abschnürung der Teilungshälften voneinander unter Dehnung und Zerrung der Körperhülle, Abscheidung von Körperhüllsubstanz und Hinterlassung einer hypothetischen Naht an jeder der beiden Tochterzellen. Das grobschaumige Plasma weicht langsam und stetig zurück. Es wogt unterhalb der Teilungslücke hin und her, wobei Chloroplasten und Reservestoffpartikel mitgeführt und dem einen Teilungspartner entrissen werden, dem anderen anheimfallen können (BÜTSCHLI 1883—1887, S. 757; KLEBS 1883, S. 280/81; MOROFF, S. 98; GOJDICS, S. 304 u. a.). Jeder Tochterzelle verbleibt die Hälfte der Paramylonvorräte, bei Vorhandensein zweier großer Paramylonkörner je eins von ihnen (KLEBS, ebd. S. 281). Die Chloroplasten werden zahlenmäßig (annäherungsweise) halbiert. Scherende metabolische Bewegungen, einander abwechselnde Dehnungen und Verkürzungen, Verdrehungen und Verzerrungen der Teilprotoplasten unterstützen sichtlich das Teilungsbestreben der Zelle (KLEBS 1883, S. 280; BAKER; MOROFF, S. 98 u. a.).

Die Stigmata der Teilungspartner verharren in diesen während der Zellteilung zunächst noch in ihrer peripheren Lage, nicht rücken sie, wie KLEBS (1883, S. 280) angibt, sogleich ins Zellinnere zur Längsachse hin. Sie stehen gleichwohl nicht still, sondern wandern bei stets gleichbleibendem Polabstand *passiv* aus ihrer ursprünglichen Lage aus; sie stehen im weiteren Verlauf der Teilung bald in Opposition, bald in Konjunktion zueinander und kommen abwechselnd auch in eine solche Lage, daß jeweils das eine Stigma nur bei Hocheinstellung, das andere nur bei Tiefeinstellung der Mikrometerschraube deutlich sichtbar ist (Abb. 20c, 41), woraus auf ihre *Kreiswanderung* zu schließen ist (vgl. Abschnitt IV B sowie Anmerkung 17).

Gegen das Ende der Zellteilung, nur noch mit ihren Körperenden zusammenhängend, zeigen die Teilungspartner das Bestreben, sich so

auszustrecken, daß sie miteinander einen Winkel von fast 180° einschließen (Abb. 17i, k; vgl. PERTY, S. 164; BÜTSCHLI 1878, S. 257; STEUER, S. 135; BAKER, S. 334 u. a.).

Mit der Beendigung der Durchschnürung am äußersten Ende des Schwanzstachels und mit der Zerreißung der dort ausgetretenen zähen Schleimsubstanz (vgl. MOROFF, S. 98) endet die Schicksalsgemeinschaft der beiden Teilungspartner. Diese können entweder noch einige Zeit

Abb. 17a—l. Stadien der Längsdurchschnürung einer Euglenine (*Ph. pyrum*). Vergr. 1000mal.

unbeweglich nebeneinander liegen bleiben oder aber sich sogleich schwimmend voneinander fort bewegen. Nach vollzogener Teilung ist jedes der beiden Tochterindividuen ebenso lang (oder kürzer; LEFÈVRE 1932b, S. 205/06), aber nur halb so dick wie die Mutterzelle (Abb. 17l) und hat außerdem nur die halbe Anzahl von Gyren und Membrananteilen, entweder die cismedianen oder die transmedianen, ererbt.

Die Teilung der Hülle geht (nach KLEBS 1883, S. 282; vgl. MOROFF S. 98) der Teilung des Plasmakörpers voraus; die Trennung geschähe danach durch Teilung der Membran, in deren Folge erst das Cytoplasma geteilt würde. Man könnte ebensogut die Teilung des Plasmakörpers als die Vorbedingung für die Teilung der Membran gelten lassen, denn diese bleibt normalerweise aus, wenn nicht der Protoplast geteilt wird. Die Vorgänge sind, wiewohl die Zellteilung nach KLEBS in einer

Aufeinanderfolge getrennter Momente besteht, im eigentlichen Sinne doch eng miteinander gekoppelt und wechselseitig voneinander abhängig. Die Kernteilung ist dagegen in einer gewissen Beziehung unabhängig von der Plasmateilung: diese kann unterbleiben, wodurch mehrkernige Zellen entstehen. Nach BAKER (S. 353) wird die Zellteilung durch simultane Änderungen in allen Teilen der Zelle ausgelöst (vgl. auch GEITLER 1934, S. 86ff.).

LACKEY wendet (1934) den Strömungen in der Zelle während der Zellteilung sein Augenmerk zu; er äußert ferner (1933, S. 246, Abb. 6), als „Teilungszentren" würden die Blepharoplasten wirksam.

2. *Anomalien der Zellteilung.*

a) Querteilung und Scheinquerteilung. Angebliche *Querteilungen* des Plasmaleibes, wie sie insbesondere TANNREUTHER in einer Anzahl von Fällen als Abnormität bei *Eu. gracilis* sah und wie sie frühere Autoren (zit. bei F. GÜNTHER, S. 555; vgl. MAINX, S. 317) beobachtet haben wollen, werden von verschiedenen Seiten (unter anderem schon von KLEBS 1883, S. 279 und 281) sehr angezweifelt: „Die so oft behauptete Querteilung habe ich nie beobachtet." Querteilungen spiralig strukturierter Eugleninen (und sie sind im Grunde alle spiralig) erscheinen deshalb so unglaubhaft, weil sie dem gesamten Organisationsplan der Eugleninenzelle zuwiderlaufen.

Nach TANNREUTHER soll die Querteilung (Abb. 18a—d) so vor sich gehen, daß ein Tochterkern und eine Gruppe der durch Teilung verdoppelten Organellen der Schlundregion (Stigma, Schlundraum, Geißel) nach rückwärts wandert und zum entsprechenden Organellenkomplex der neugebildeten rückwärtigen Tochterzelle wird, worauf der Plasmaleib quer durchschnürt wird (S. 370, Abb. 1—7; S. 373, Abb. 14—19). "The euglena begins the constriction in a transverse plane equidistant between the anterior and the posterior ends" (S. 375). Die Querteilung soll im freibeweglichen und im encystierten Zustande vorgekommen sein, wobei allerdings die Längsteilung in beiden Fällen bei weitem überwogen haben soll. Bei Teilungen im encystierten Zustande wird, so berichtet TANNREUTHER, vor Beendigung der Teilung ein neuer Schlund und eine neue Geißel in der rückwärts gelegenen Tochterzelle gebildet (Anmerkung 18).

M. GARD (1922, S. 243/44) glaubt an die Möglichkeit einer „direkten" Teilung (also Querteilung), da er einen Kern sah, der in Längsrichtung der Zelle ausgestreckt lag und bereits in zwei Massen geteilt war, die nur durch ein Filament miteinander in Verbindung standen. Er beobachtete auch (wie LEFÈVRE, GIMESI u. a.) Teilungen in ungleiche Teile. Schließlich machte schon BÜTSCHLI (1883—1887, S. 747) darauf aufmerksam, daß Teilungsstadien, die gegen das Ende der Teilung nur noch mit einem dünnen Faden zusammenhängen und in entgegengesetzten Richtungen auseinanderstreben (s. oben), häufig für Querteilungen gehalten wurden. Unter den Euglenoidinen sei kein Beispiel von Querteilung bekannt. Eine ähnliche Feststellung macht BĚLÁŘ (1916).

MOROFF (S. 99—101) beschreibt Querteilung oder „Pseudoquerteilung" bei *Eu. quartana* und diskutiert die Frage der Querteilungen, hält aber die einseitige Längsteilung für die allgemeinste und häufigste Form der Teilung.

F. GÜNTHER (Tafel 15, Fig.. 12) beschreibt eine Scheinquerteilung bei *Eu. geniculata*. Gleichfalls um eine solche dürfte es sich bei einer von mir beobachteten, nicht näher identifizierten *Phacus*-Form (Abb. 18 m) gehandelt haben. TANNREUTHER schreibt über Querteilungen, die keine solchen sind: "It is not an unusual

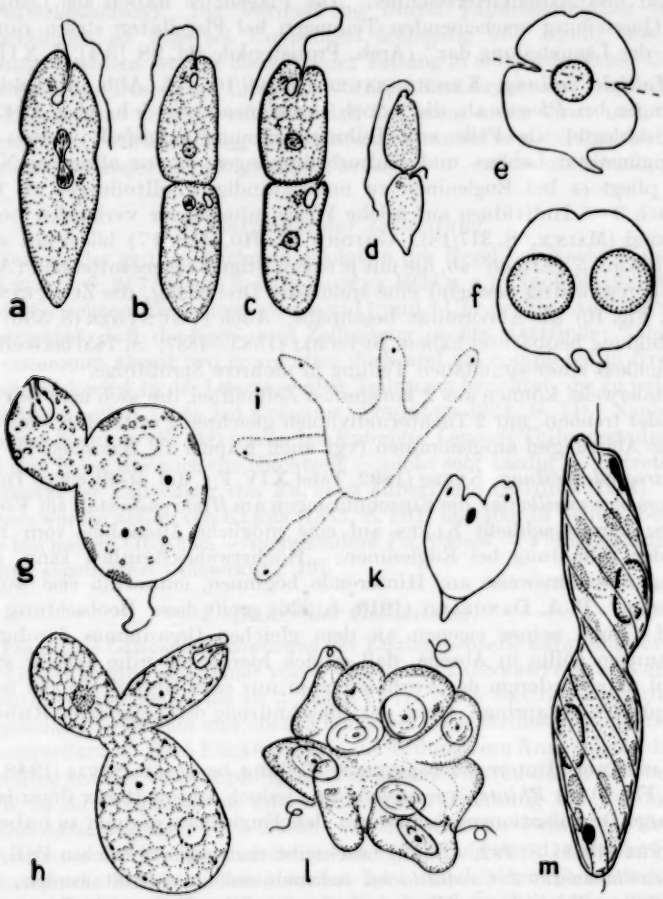

Abb. 18a—m. Teilungsanomalien bei Eugleninen. a—d Querteilung bei *Euglena gracilis* (nach TANNREUTHER); e „Querteilung" bei *Ph. orbicularis* (nach LEFÈVRE); f angebliches Teilungsstadium von *Ph. curvicauda* mit zwei Caudalstacheln (nach LEFÈVRE); g, h Knospung bei *Colacium* (nach D. F. JOHNSON); i multiple Teilung von *Eu. deses* (nach GOJDICS); k anomales Teilungsstadium bei *Trach. hispida* (nach PRINGSHEIM 1953b); l multiple Teilung bei *Ph. caudatus* (nach KRICHENBAUER); m Scheinquerteilung bei *Phacus* sp. (Orig. d. Verf.).

thing, to find *Euglena* dividing as indicated in fig. 7, but when carefully examined it is found to be a late stage in longitudinal division with a flagellum at the free end of either daughter cell" (S. 376 und Abb. 7, S. 370). — PRINGSHEIM (1953b, S. 112/13) beschreibt einige Teilungsanomalien bei Trachelomonaden[1].

[1] Als echte Monstrositäten, deren Entstehungsweise vorerst schwer zu deuten ist, erscheinen mir nur die in Abb. 5 (S. 112) dargestellten Stadien, wogegen die übrigen mir den Eindruck machen, daß sie auf Scheinquerteilung und mithin auf modifizierter Längsteilung beruhen.

LEFÈVRE (1933a, S. 792, Abb. 5) stellte bei *Ph. orbicularis* (Abb. 18e) eine *schiefe* Teilung fest, die den Eindruck einer besonderen Scheinquerteilung erweckt.

Zur Frage der Querteilungen äußert sich PASCHER in seinem nachgelassenen Lebenslauf und Arbeitenverzeichnis: „Die Flagellaten haben alle Längsteilung. Die als Querteilung erscheinenden Teilungen bei Flagellaten stellen nur Modifikationen der Längsteilung dar" (Arch. Protistenkde Bd. 98 [3/4], S. XIII, 1953).

b) Multiple Teilung. KRICHENBAUER (S. 109/10, vgl. Abb. 18l) bildet Mehrfachteilungen bei *Phacus* ab, die jedoch anscheinend (wie ich schon 1942, S. 103 bis 105, darlegte) als Fälle von Teilungshemmung aufgefaßt werden müssen. Unter ungünstigen Lebens- und Kulturbedingungen, so vor allem bei Nahrungsmangel, pflegt es bei Eugleninen zu unvollständigen Zellteilungen zu kommen, wobei auch 3—5 Individuen auf solche Weise miteinander verbunden beobachtet worden sind (MAINX, S. 317/18). GOJDICS (S. 310, Abb. 17) bildet ein abnormes Individuum mit 5 „Armen" ab, die mit je einem Stigma ausgestattet sind (Abb. 18i). Gleichfalls regelwidrig erscheint eine simultane Dreiteilung, die ZUMSTEIN (S. 169, Tafel VI, Fig. 10) als Abnormität beschreibt. Auch F. GÜNTHER (S. 556) will eine Drillingsbildung beobachtet haben. BÜTSCHLI (1883—1887, S. 745) bezweifelt frühe die Möglichkeit einer simultanen Teilung in mehrere Sprößlinge.

Normalerweise können aus 2 konsimilen Zellhälften, die sich nach der Mediane voneinander trennen, nur 2 Tochterindividuen gleichzeitig entstehen, nicht vorherzusehende Abirrungen ausgenommen (vgl. auch Kapitel d „Knospung").

c) Retrograde Teilung. KLEBS (1892, Tafel XIV, Fig. 9c) stellt einige Individuen von *Scytomonas pusilla* dar, die Einschnürungen am *Hinterende* statt am Vorderende aufweisen; daraus schließt KLEBS auf eine mögliche Ausnahme vom normalen Verlauf der Zellteilung bei Eugleninen: „Höchstwahrscheinlich kann die Einschnürung ausnahmsweise am Hinterende beginnen, immerhin eine auffallende Erscheinung." P.-A. DANGEARD (1910, S. 226) greift diese Beobachtung auf und stellt auf Grund seiner eigenen an dem gleichen Organismus durchgeführten Beobachtungen völlig in Abrede, daß es sich hierbei um eine Teilung gehandelt habe, weil unter anderem das Vorhandensein nur *einer* Geißel, die aus nur *einem* Blepharoplasten entspringe, trotz der Einschnürung der Zelle deren Ruhezustand anzeige.

Über eine am Hinterende beginnende Teilung berichtet SKUJA (1948, S. 236; Tafel 28, Fig. 7) bei *Rhizaspis granulata* SK., jedoch scheint dieser Organismus nur noch wenige Organisationsmerkmale mit den Eugleninen gemein zu haben.

LEFÈVRE (1933, S. 792, Abb. 9) beschreibt den ungewöhnlichen Fall, daß bei *Ph. curvicauda* zuerst *2 Caudalstachel* nebeneinander gesichtet wurden, was von ihm ebenfalls mit einer am Hinterende beginnenden Teilung in Zusammenhang gebracht wird (Abb. 18f). Solche dem Zufall zu verdankende Teilungsbilder (eine vollständige Beschreibung des Vorganges fehlt) erinnern stark an Mißbildungen, deren Existenz aber bei Eugleninen von LEFÈVRE (ebd. S. 796) aus den auch in Abschnitt I C, 1 erörterten Gründen berechtigterweise verneint wird.

D. F. JOHNSON (s. unten) erwähnt eine angeblich an *beiden* Enden einer euglenoiden *Colacium*-Zelle beginnende „Längsteilung", von der nur ein einzelnes Stadium abgebildet wird.

d) Knospung. Im Entwicklungszyklus von *Colacium vesiculosum* kann es nach D. F. JOHNSON (S. 356, Tafel 9, Fig. 24—27) im Zusammenhange mit Mehrkernigkeit (bis zu 8 Kerne wurden in einer Zelle festgestellt) zu Vermehrung durch *Knospung* kommen. Diese wird von JOHNSON als eine Folge des Ausbleibens der Zellteilung nach der Kernteilung angesehen.

Es bilden sich an der Zellperipherie Ausbuchtungen, die sich zu Knospen erweitern und in die je 1 Kern einwandert, worauf die Abschnürung der Knospe erfolgt, die zu einer neuen, vollwertigen Zelle geworden ist (Abb. 18 g, h).

Angaben über die Struktur der KH fehlen. Diese erscheint in den Abbildungen der Arbeit JOHNSONS dünn und unstrukturiert.

e) Palmellenbildung. Die Vermehrung durch Palmellenbildung innerhalb von Gallerthüllen ist eine bei Eugleninen frühzeitig und häufig beschriebene Erscheinung; trotzdem ist über diese Art der Teilung in morphologischer Beziehung wenig auszusagen. Die in der Literatur vorliegenden Ergebnisse sind relativ einförmig. LANKESTER[1] (S. 172) schreibt, daß Euglenen unter einer und derselben „Cystenmembran" durch Teilung Quadranten, Oktanten usw. bilden, doch würden alle derartigen Teilungen auf Längsteilung beruhen: ". . . all result from longitudinal division. . ."

3. Zeitpunkt der Zellteilung.

Die Teilung der grünen Euglenen erfolgt in der Regel bei Nacht (KLEBS 1883, S. 280; KEUTEN, S. 217; GARD, S. 310; LACKEY 1934 u. a.). Nach MAINX (S. 316/17) teilen sich die meisten Eugleninen zwischen 11 und 1 Uhr nachts. Auch LANKESTER[1] (S. 172) erwähnt, daß die Kern- und Zellteilung nachts stattfinde: "The mitotic changes commence about two hours after dark and are completed in five hours." Nur gelegentlich wird in der Literatur über Teilungen berichtet, die zu jeder Tageszeit stattfinden sollen (etwa bei *Colacium*, SCHILLER 1924, S. 11). Nach den Beobachtungen STEUERS (S. 132) waren bei *Eutreptia Lanowii* Teilungsstadien sowohl während des Tages, als auch zur Nachtzeit — nicht sehr häufig — vertreten. Über den Zeitpunkt der Zellteilung von *Eu. deses* äußert sich GOJDICS (1934). Farblose Eugleninen wurden schon von KLEBS (1883, S. 291) tagsüber in Teilung beobachtet. Ich habe bei meinen Objekten — insbesondere *Ph. pyrum* — Teilungsstadien immer nur nachts angetroffen (Anmerkung 19).

4. Dauer der Zellteilung.

Die Dauer der *Längsdurchschnürung* der Eugleninenzelle kann eine verschiedene sein. F. GÜNTHER gibt eine Dauer von 3—4 Std an, TANNREUTHER eine ebensolche, KRICHENBAUER eine Dauer bis zu 2 Tagen (??). Nach SKUJA dauert die Teilung bei *Eu. gracilis* 20—30 min und ebenso lange bei einer farblosen Euglenine, *Rhynchopus amitus* SKUJA. Nach BĚLÁŘ dauerte die Teilung vom Augenblicke der Geißelverdoppelung und der Abstumpfung des Vorderendes an (zu dieser Zeit befand sich der Kern in der Prophase) bis zur vollständigen Trennung der Teilungspartner bei *Astasia laevis* ungefähr $1^1/_2$—2 Std. Bei *Eu. quartana* währte der Prozeß vom ersten Auftreten der Teilungsfurche an bis zum Ende der Durchschnürung eine halbe Stunde; die Zellen blieben zunächst noch durch einen Plasmafaden miteinander verbunden, dessen Zerreißung erst nach 3 Std durch kräftiges Schlagen der Geißeln gelang (MOROFF, S. 98). SCHILLER fand bei *Colacium vesiculosum* eine Teilungsgeschwindigkeit von 40 sec bis zu 1 min 10 sec (im *Euglena*-Stadium), 2—5 min (bei metabolen, geißellosen, aus dem *Euglena*-Stadium hervorgegangenen Individuen) und 25 min (bei metabolen, geißellosen, aus dem *Colacium*-Stadium hervorgegangenen Stadien).

Die Teilung dauerte bei meinem Objekt *Ph. pyrum*, vom Zeitpunkt der Stigmenverdoppelung an, gewöhnlich eine halbe Stunde; sie schien stets mit um so größerer Beschleunigung vonstatten zu gehen, je mehr die Durchschnürung sich ihrem Ende näherte. Bei einer kleinen farblosen Euglenine sah ich den Teilungsakt in weniger als 1 min sich vollziehen.

Die *Querteilung* soll nach TANNREUTHER bei *Eu. gracilis* 2 Std dauern.

[1] LANKESTER, E. R.: A Treatise on Zoology. I. London 1909.

5. Einfluß äußerer Faktoren auf die Zellteilung.

Ob eine Teilung im beweglichen oder im Ruhezustand erfolgt, hängt (nach ZUMSTEIN, S. 169) nur von der physikalischen, nicht von der chemischen Beschaffenheit des Wohnortes der Zellen, also nicht von der Art der Ernährung, ab.

Temperatur beeinflußt die Teilung nicht, wohl aber die Entwicklung der Euglenenzelle bis zur Teilung und damit die Teilungsrate (F. GÜNTHER, S. 556). — KLEBS (1883, S. 287) hatte eine hochgradige Temperaturunempfindlichkeit der Euglenen gefunden und beobachtete Teilungen, gleich ob das Wasser sommerlich warm oder ob es mit Eis bedeckt war.

6. Zustand der Körperhülle während der Zelldurchschnürung.

LEFÈVRE (1932a, S. 203/04; 1933, S. 793; vgl. Abschnitt I C 1) findet, daß die Membran im Stadium der Zellteilung plastischer und dünner werde; die Zellen würden ein plasmodiales, amöboides Aussehen annehmen und es mehrere Stunden lang, bis zu der angenommenen Regeneration der Membran, beibehalten (Anmerkung 20).

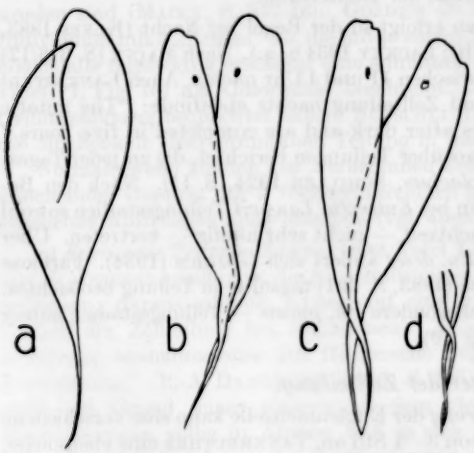

Abb. 19a—d. Teilungsstadien von *Ph. lismorensis* (s. Text).

Die Konzeption LEFÈVRES, daß im Gefolge einer solchen Erweichung die Spiren geschwächt oder resorbiert würden, um später neugebildet zu werden, konnte ich bei meinen Versuchsobjekten nicht bestätigt finden; lediglich war zu sehen, daß jugendliche Individuen von *Ph. pyrum*, die im Vollbesitze ihrer Membranstreifen waren, kurz nach ihrer Trennung vom Partner sich lebhaft krümmten und metabol bewegten, wie sie es auch während des Durchschnürungsprozesses als noch unselbständige Köpfe des Teilungssystems getan hatten. In keinem Falle war die Erweichung so weit gediehen, daß auch die Membranstreifen oder *Teile* von ihnen verschwunden gewesen wären — stets habe ich sie an Teilungsstadien im Tuscheverfahren einwandfrei darzustellen vermocht. Wie in Abb. 17g—l gut zu sehen ist, war die Struktur der Körperhülle bis zum Ende der Teilung unversehrt erhalten geblieben. Der Umstand, daß während der Teilung sogar sichtlich interkalare Membranbildung (Abb. 8d) stattgefunden hatte, bestätigt uns, daß außer einer allfälligen partiellen Erweichung keine größeren Störungen im Gefüge der KH eingetreten sein konnten.

Tatsächlich ist der Gedanke an eine Erweichung und Verjüngung der Membran (zumal auch im Hinblick auf das in Anmerkung 20 Gesagte) nicht von der Hand zu weisen, da nicht einzusehen ist, daß die jeweiligen Tochtergenerationen etwa mit irreversibel erhärteten Membrananteilen sollten weiterleben müssen.

Bei der Betrachtung vorgeschrittener Teilungsstadien, die in der in Abb. 17i—k ersichtlichen Weise auseinanderstreben, ergibt sich die Frage, ob der Endstachel (den man in manchen Teilungsfällen vermißt) eingezogen und resorbiert wird und von den Tochterindividuen neu hervorgebracht werden muß, oder ob er strukturell erhalten bleibt und nur vorübergehend unförmig wird. Man findet

Teilungsstadien, bei welchen das noch ungeteilte Hinterende sackförmig abgerundet erscheint und man könnte meinen, die Hälften würden auseinandergezogen wie teigähnliche Massen, bis ihre immer dünner werdende Verbindung abreißt und die dünnen Enden beider, wiedererstarrt, die neuen Schwanzenden bilden. Dem ist offenbar nicht so. In Wirklichkeit mag der Endstachel trotz Verformung generell erhalten bleiben und zu gleichen Anteilen an die Tochterzellen übergehen. Bei *Ph. pyrum* habe ich sehen können, daß die Schnürung des caudalen Abschnittes zwar eilig, aber relativ mühelos und jedenfalls ohne Zerreißung vor sich ging und die Tochterzellen sogleich wieder mit 2 wohlausgeprägten, spitzen Endstacheln von ordnungsgemäßer Länge und Dicke ausgestattet waren (Anmerkung 21).

Aus Abbildungen in Teilung begriffener Zellen von *Ph. lismorensis* (die mir freundlicherweise von Herrn W. Baumeister zur Verfügung gestellt wurden, s. Abb. 19) wird ebenfalls deutlich, daß die Durchschnürung bis zum äußersten Ende des langen, spitzen Endstachels fortgeschritten war, ohne daß es zu dessen Deformation und zu einem Auseinanderstreben der Schwesterzellen in entgegengesetzten Richtungen hatte kommen brauchen. Bemerkenswerterweise waren in diesem Falle selbst nach vollendeter Teilung die Endstachel noch helikoidal gegeneinander verwunden (Abb. 19d).

7. *Vorgänge in der Teilungszone während der Zelldurchschnürung.*

F. Günther (S. 557/58) sagt, daß während der Abschnürung an der jüngsten „Rißstelle" (?) „das Plasma von einer äußerst zarten Schicht bedeckt war, die im Moment des Risses entstand und schnell unter Dickenzunahme erhärtete, wobei sie Struktur und Elastizität des übrigen Periplasten annahm". Günther versucht, die „Bildung der Teilungsebene" zeichnerisch zu veranschaulichen (Tafel 14, Fig. 13—15); er scheint jedoch nicht ganz das Rechte zu treffen, wenn er meint, daß die Teilung „nie in einer von Beginn an festgelegten Ebene erfolgt, sondern den jeweiligen Spannungen folgt, die zwischen Plasma und Periplasten herrschen" (S. 558) und wenn er somit das Vordringen der Schnürspalte gewissermaßen für anarchisch hält. Wohl trifft dieses bis zu einem gewissen Grade zu, da nach unserer Auffassung die Zellmediane, in deren Bereich sich die Teilung abzuspielen pflegt, eine Symmetrieebene der wirkenden Kräfte ist, doch sind dem Abirren der „Teilungsebene" nach beiden Seiten enge Grenzen gesetzt durch die Anwesenheit der Gyren, die in keinem Falle einer Längsteilung angegriffen zu werden pflegen (vgl. Abschnitt II).

Bei schätzungsweise $^1/_{10}$—$^2/_{10}$ der annähernd 100 von mir beobachteten Teilungen von *Ph. pyrum* zeigte sich in der Teilungszone ein *Schleimklümpchen*, das bei gewöhnlichem, durchfallendem Licht wegen seiner Durchsichtigkeit leicht übersehen werden konnte, in Tuschepräparaten aber um so deutlicher in Erscheinung trat. Es besteht die Wahrscheinlichkeit, daß diese Schleimportionen, soweit sie nicht etwa sezerniert wurden, aus einer Rißstelle in der anscheinend besonders leicht verletzlichen Teilungszone hervorgetreten waren; unerläßlich scheint der Plasmaaustritt jedoch im Hinblick darauf, daß er in der Mehrzahl der Fälle sichtlich ausbleibt, nicht zu sein. Auf Grund eigener Feststellungen erscheint es mir zweifelhaft, ob in der Teilungszone, so wie F. Günther es sieht, Risse entstehen *müssen*, damit die Teilung vorangehen könne; ich stelle mir den Ort der Teilung nicht als eine Spalte, sondern als eine Art Sattelfläche (Abb. 20a, b) vor. Freilich mögen Unfälle in Form von Rupturen, die *Defektplasmoptysen* (Disk.: Pfeiffer, S. 199; Küster 1951, S. 129ff.) zur Folge haben können, die häufige Begleiterscheinung der Teilung sein (vgl. Anmerkung 22).

Die Schnürung findet bei den Eugleninen offenbar nicht im unmittelbaren Bereiche wachstumsfähiger Zonen (nämlich der Gyren), sondern im Bereiche des Morphologischen Zelläquators statt, in dem sich nach unserer Auffassung nur Membran befinden kann. Dieser Umstand erfordert es, eine wenngleich nur örtliche, auf die jeweilige Teilungszone beschränkte (cytolytische) Erweichung der KH nicht auszuschließen (vgl. Anmerkung 23).

Über die Beschaffenheit der KH in der Zone, in der sich die Teilung abgespielt hat (ich bezeichne sie als die „Teilungsnaht" [Sutur] *S*, *S'*), sind wir noch

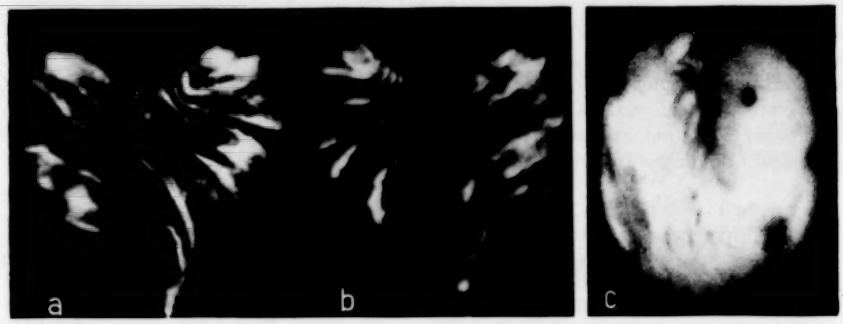

Abb. 20a—c. a, b *Ph. pyrum* in Teilung, a bei Hocheinstellung, b bei Tiefeinstellung der Mikrometerschraube, die Passagen der Gyren am cismedianen wie am transmedianen Gipfel zeigend (Vergr. 1800mal); c Teilungsstadium mit in Wanderung begriffenen Tochterstigmen, transmedianes Stigma deutlich, cismedianes undeutlich (Vergr. 2100mal) (s. Text).

nicht im klaren. Ob die Spuren der überstandenen Schnürung „wegkorrigiert" werden (vgl. KÜSTER 1935, S. 586), oder ob etwas anderes mit ihnen geschieht, ist unbekannt.

III. Abschnitt. Allgemeine und mathematische Topographie der Körperhülle.

A. Topographie der ruhenden Zelle.

1. Die Symmetrieverhältnisse der Eugleninenzelle.

KLEBS (1883) gebrauchte erstmalig den Ausdruck „bilateral" im Sinne von „dorsiventral" bei Eugleninen. HÜBNER unterscheidet „einfach symmetrische" und polysymmetrische Formen. SENN (S. 174) stellt eine Neigung der Eu. zur Bilateralität fest; er kennt bilaterale und radiäre Eugleninen. In neuerer Zeit beschäftigten sich mit dem schwierigen und noch immer kontroversen Symmetrieproblem PRINGSHEIM (1936, S. 81; 1948, S. 48; 1953, S. 161), PRINGSHEIM u. HOVASSE (S. 504/05), SKUJA (1939, 1948), MAINX (S. 350), HOLLANDE (1943), CHEN (1950, S. 283) u. a. Autoren; der erste legt Schraubensymmetrie nahe.

Für das Vorhandensein der *Schraubensymmetrie* (vgl. Anmerkung 24) bei den Eugleninen spricht 1. das Vorkommen erblicher spiraliger Formelemente an der Körperoberfläche spindel-, kugel-, walzen- oder eiförmiger Typen, 2. die bei den Eu. allgegenwärtige Tendenz der persistenten helikoidalen Verdrehung (Helixis, vgl. III A, 3) des Zellkörpers.

Es spricht *dagegen*, 1. daß nur ein Teil aller Eu. spindel-, kugel-, ei- oder walzenförmig und im hypothetischen Querschnitt drehrund, somit denjenigen geometrischen Körpern angepaßt ist, an deren Oberflächen Schraubenlinien, konische Spiralen und loxodromische Linien möglich sind; 2. daß vielmehr ein Großteil der Eu. linsenförmig abgeplattet, gekielt oder in anderer Weise verformt und wenigstens äußerlich vom Schraubenprinzip entfernt ist; 3. daß die Schraubensymmetrie durch die Vorgänge der Teilung und der ontogenetischen Gestaltentwicklung fortwährend gestört bzw. schon an ihrem Aufkommen gehindert wird. Im Augenblicke des Auftretens einer (wenngleich verwundenen) imaginären *Medianfläche*, die die Zellen aller Eugleninen räumlich in zwei „konsimile" Hälften zerlegt und die zur späteren „Teilungsebene" wird, nebst einer zu ihr „senkrecht" stehenden, ebenfalls verwundenen imaginären *Lateranfläche* (s. unten), ferner aber auch durch die häufige Ausprägung zweier dichotomisch divergierender Zellhälften *(Phacus)* entsteht zunächst eine *bilaterale* Symmetrie, die durch das Hinzutreten der Windung oder Verdrehung[1], wie es scheint, in eine höhere Symmetrie transformiert wird, die einigermaßen derjenigen von *Surirella spiralis* bei den Diatomeen entsprechen mag.

Wie andere Bilaterale, so weisen auch die Eugleninen, nach eingehendem Studium dieser Verhältnisse glaube ich es feststellen zu können, im Prinzip mehrere Symmetrie- bzw. Orientierungsebenen und -achsen auf, die wie jene der Diatomeen verwunden oder verbogen sein können. Unter anderem ist — außer der (heteropolen) *Zentralachse* (z) — eine heteropole, meist gekrümmte *Perlateralachse* (p) (Dextrosinistralachse) und eine zu ihr „senkrechte", theoretisch isopole *Transversalachse* (t), die auch als die „Dorsiventralachse"[2] bezeichnet werden könnte, zu rekonstruieren (Abb. 21a).

An Symmetrie(Orientierungs)*flächen* sind zu finden[3]: a) die verwundene (durch Zentralachse und Transversalachse festgelegte) *Medianfläche* (M) nebst ihren *Paramedianen* (m, m') (vgl. Abschnitt III A, 2); b) die (ebenfalls verwundene) *Lateranfläche* (L), die durch die Zentralachse und die Perlateralachse hindurchgeht; c) die *Transversanfläche* (T), die im Maße der asymmetrischen Gestaltung des Zellvorderendes und der schiefen (helikoidalen) Verzerrung der Zelle schiefgestellt und dazu

[1] Eine analoge Feststellung trifft Lwoff (1951, S. 49): "The open- or oppressed-spiral body of many if not all euglenoids may be derived by torsion from a bilaterally symmetrical ancestor. . ."

[2] Im Grunde würde die Achse, die wir als die *Perlateralachse* angesprochen haben, die Bezeichnung „Dorsiventralachse" verdienen; das bisher vorliegende spärliche Tatsachenmaterial über die Symmetrieverhältnisse der Eugleninen gestattet indes noch nicht, hierin absolut sichere Schlüsse zu ziehen.

[3] Die Terminologie wurde gewählt nach Schulze aus Rhumbler, Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2. Aufl., Bd. V, S. 1051.

verwunden gedacht werden muß und die durch die Perlateralachse und die Transversalachse festgelegt ist.

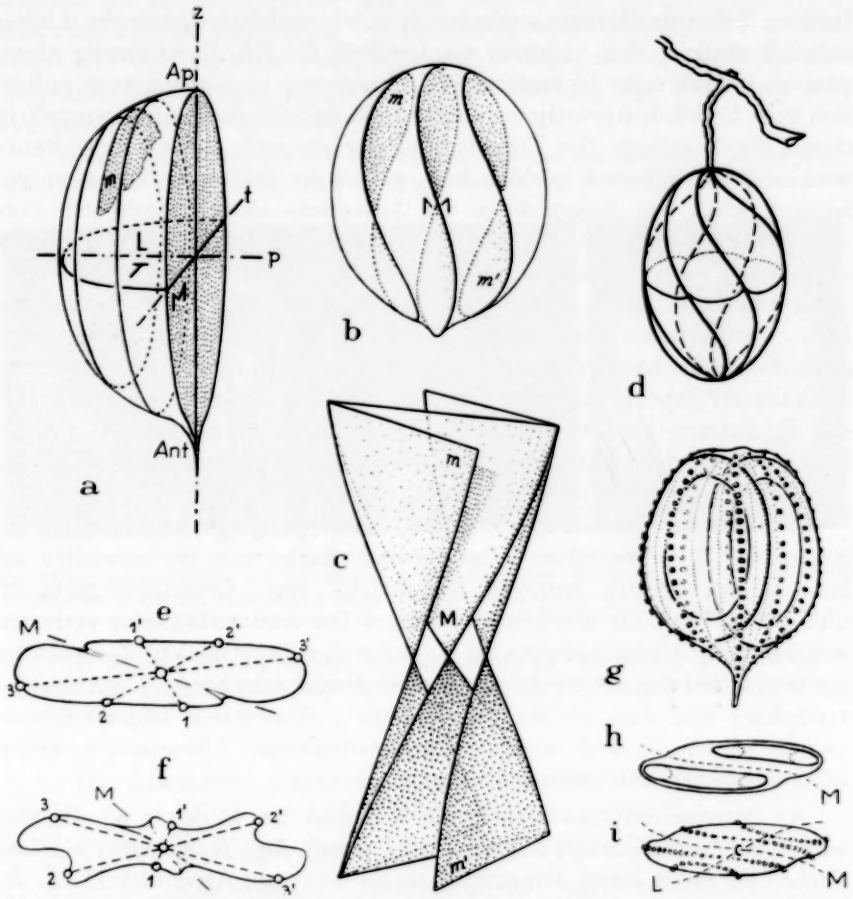

Abb. 21a—i. Symmetrieelemente der Eugleninenzelle. *M* Mediane, *L* Laterane, *T* Transversane, *m*, *m'* Paramediane, *z* Zentralachse (Haupt-, Polaritätsachse), *p* Perlateralachse (Dextrosinistralachse), *t* Transversalachse (Dorsiventralachse). a Gegenseitige Lagebeziehungen der Ebenen und Achsen einer hypothetisch untordierten Zelle; b mutmaßliche gegenseitige Lage von Medianfläche und Paramedianen, bezogen auf einen tordierten Rotationskörper, wie er in Eugleninenzellen (*Lepocinclis*) weitgehend realisiert ist; c dieselbe, bezogen auf ein imaginäres zylindrisches System (rechtsdrehend); d Beispiel eines schraubensymmetrischen Gebildes (imaginäre Frucht), nach JÆGER (vgl. Anm. 24); e, f Rekonstruktion drehsymmetrischer Verhältnisse in hypothetischen Querschnitten beliebiger krypto- und euhelikoider Eugleninenzellen (vgl. Abschn. III A 3c und Anm. 25); g—i Konstitution und Symmetrieverhältnisse von *Ph. hispidulus* var. *strigosus* DEFL. (*Ph. margaritatus* [DEFL.] mihi), g Frontalansicht, h hypothetischer Querschnitt, i hypothetische Apikalansicht (vgl. Abschn. III A 2, Abs. 7).

Die Medianfläche sorgt für eine räumliche Teilung der Zelle in „konsimile" Hälften, die Transversanfläche für eine Teilung in ungleiche

Hälften (Abb. 22); bei der Lateranfläche kann man im Zweifel sein, ob sie die Zelle in gleiche oder in konsimile Hälften teilt.

Die Annahme von *Paramedianen* fußt darauf, daß die Gestalt der Mutterzelle (etwa bei *Phacus*) weitgehend in ihren Halbzellen präformiert zu sein pflegt und daß bereits in diesen auch (para)mediane Symmetrieflächen potentiell vorhanden sein müssen, um nach der Teilung sogleich als vollwertige Tochterzellenhauptmedianen wirksam werden zu können. Ich vermute, daß Mutterzellmediane (*M*)

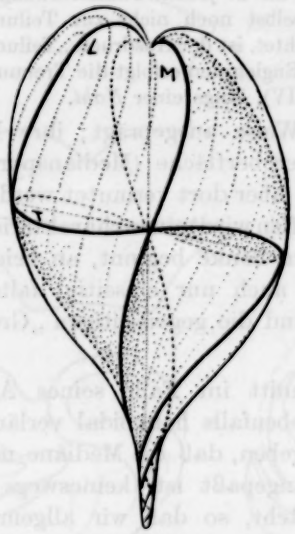

Abb. 22.

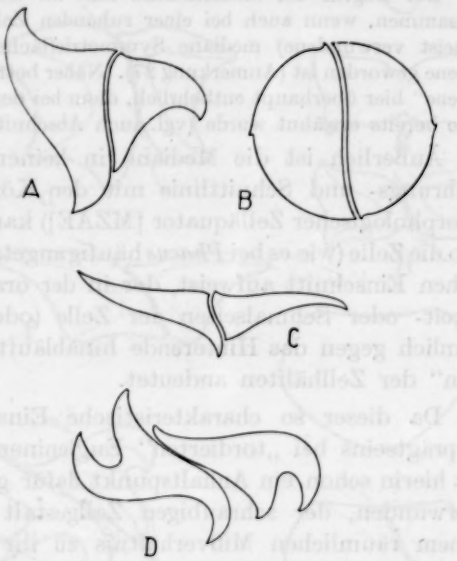

Abb. 23.

Abb. 22. Anordnung der Symmetrieebenen in einer gewundenen phakoiden Eugleninenzelle, schematisch.

Abb. 23A—D. Mutmaßliche Symmetrie „trigonoider" (A), „strobiloider" (B), „phakoider" (C) und „petaloider" Eugleninen (D). Die hypothetischen Querschnitte dieser Formen wurden nach ihrer gedachten Medianen zeichnerisch in zwei (diagonal)konsimile Hälften zerlegt.

und Paramediane (*m*, *m'*) gegenseitige Lagen wie die in Abb. 21a—c gezeigten einnehmen.

Durch die helikoidale Verdrehung kommen bei Eugleninen — nach mancherlei Überlegungen glaube ich es feststellen zu dürfen — Verhältnisse zustande, die an *Diagonalsymmetrie* anklingen, wie O. Müller (1885, l. c.) sie bei Diatomeen gefunden hat. Eine solche liegt nach Müller dann vor, wenn die Halbzellen gegeneinander um 180° invertiert sind. Die Parameren der Eugleninenzelle machen generell den Eindruck, gegen eine *verwundene* Fläche (die Mediane) *diagonalsymmetrisch* bzw. *-konsimil* zu sein (vgl. Anmerkung 25).

Im Grunde waltet immer, auch wenn die verschiedensten gestaltlichen Abwandlungen die Auffindung von Symmetrieelementen erschweren oder die Symmetrie gar unkenntlich machen, unabhängig von jedweder Torsion eine *bilaterale* Symmetrie im weiteren Sinne (vgl. jedoch Anmerkung 26) vor.

2. *Die Median- und Teilungsebene.*

Die Annahme einer Medianfläche ist von eminenter Bedeutung für die Orientierung an der Eugleninenzelle. Sie setzt, wie wir sagten, deren Bilateralität voraus und beruht auf der Vorstellung, daß in solchen Zellen eine als Symmetrieebene fungierende imaginäre Trennungsfläche zwischen den beiden Zellhälften auch im Falle der Teilung für eine formgerechte Halbierung der Zelle *und ihres Integuments* längs einer vorgeschriebenen Zone sorgt.

Der Begriff der Medianfläche fällt im Grunde mit dem der Teilungsebene zusammen, wenn auch bei einer ruhenden Zelle die in jedem Falle vorhandene (meist verwundene) mediane Symmetriefläche selbst noch nicht zur Teilungsebene geworden ist (Anmerkung 27). Näher betrachtet, ist der Ausdruck „Teilungsebene" hier überhaupt entbehrlich, denn bei den Eugleninen erfolgt die Trennung, wie bereits erwähnt wurde (vgl. auch Abschnitt IV), längs einer *Naht*.

Äußerlich ist die Mediane in keiner Weise ausgeprägt; ihre Berührungs- und Schnittlinie mit der Körperoberfläche (Medianspur = Morphologischer Zelläquator [MZAE]) kann aber dort vermutet werden, wo die Zelle (wie es bei *Phacus* häufig angetroffen wird) einen charakteristischen Einschnitt aufweist, der in der oralen Senke beginnt, an beiden Breit- oder Schmalseiten der Zelle (oder auch nur einseitig) faltenähnlich gegen das Hinterende hinabläuft und die gegenseitigen „Grenzen" der Zellhälften andeutet.

Da dieser so charakteristische Einschnitt im Falle seines Ausgeprägtseins bei „tordierten" Eugleninen ebenfalls helikoidal verläuft, ist hierin schon ein Anhaltspunkt dafür gegeben, daß die Mediane mitverwunden, der schraubigen Zellgestalt angepaßt ist, keineswegs in einem räumlichen Mißverhältnis zu ihr steht, so daß wir allgemein von einer *morphologischen* Medianen sprechen.

Bei ei- oder spindelförmigen Eugleninenzellen bereitet die Annahme einer Medianfläche auch dann, wenn sie „tordiert" sind, dem Vorstellungsvermögen keine allzu große Schwierigkeit; bei abgeplatteten, schräg verzerrten, mehrfach gekielten, spiralflektierten oder anderswie verformten Eugleninen (vgl. Abb. 24) kann man dagegen über die Lage der M. im Zweifel sein. Um z. B. eine Anschauung von deren wahrem Verlauf bei spiralflektierten (protohelikoiden, s. diese) Formen zu erlangen, sah ich mich veranlaßt, mir eine solche Zelle in die Ebene abgewickelt zu denken (Abb. 25; vgl. Abschnitt III A, 3). Rein zeichnerisch-experimentell ist es wohl möglich, in eine solche Figur eine vom „Apex" zum „Antapex" verlaufende Diagonale als Mediane und diesseits und jenseits von ihr die Gyren als seitlich ausgebauchte Linien willkürlich einzutragen. Bei zeichnerischer Flexion ergibt sich dann ein Bild des Gyrenverlaufes, das soweit mit demjenigen übereinstimmt, das CONRAD (1943b) bei einem natürlichen Objekt (*Ph. oscillans* KLEBS) dargestellt hat (Abb. 25e).

Wahrscheinlich wird aber die lebende Eu.-Zelle nicht ganz so wie eben beschrieben, sondern mehr nach ihrer flächenhaften Ausdehnung zwiegespalten, wie es bei abgeplatteten Eugleninen fast allgemein angetroffen wird. LEFÈVRE (1933a, S. 792, Abb. 7) fand, daß die „Teilungsebene" die Zelle nicht immer gleichsam in eine rechte und eine linke Hälfte teile, sondern daß bei abgeplatteten Formen wie *Ph. orbicularis, Ph. pleuronectes, Ph. longicauda* mit Varietäten und *Ph. curvicauda* die Kernspindel sich senkrecht zu den Breitseiten der Zelle einstelle

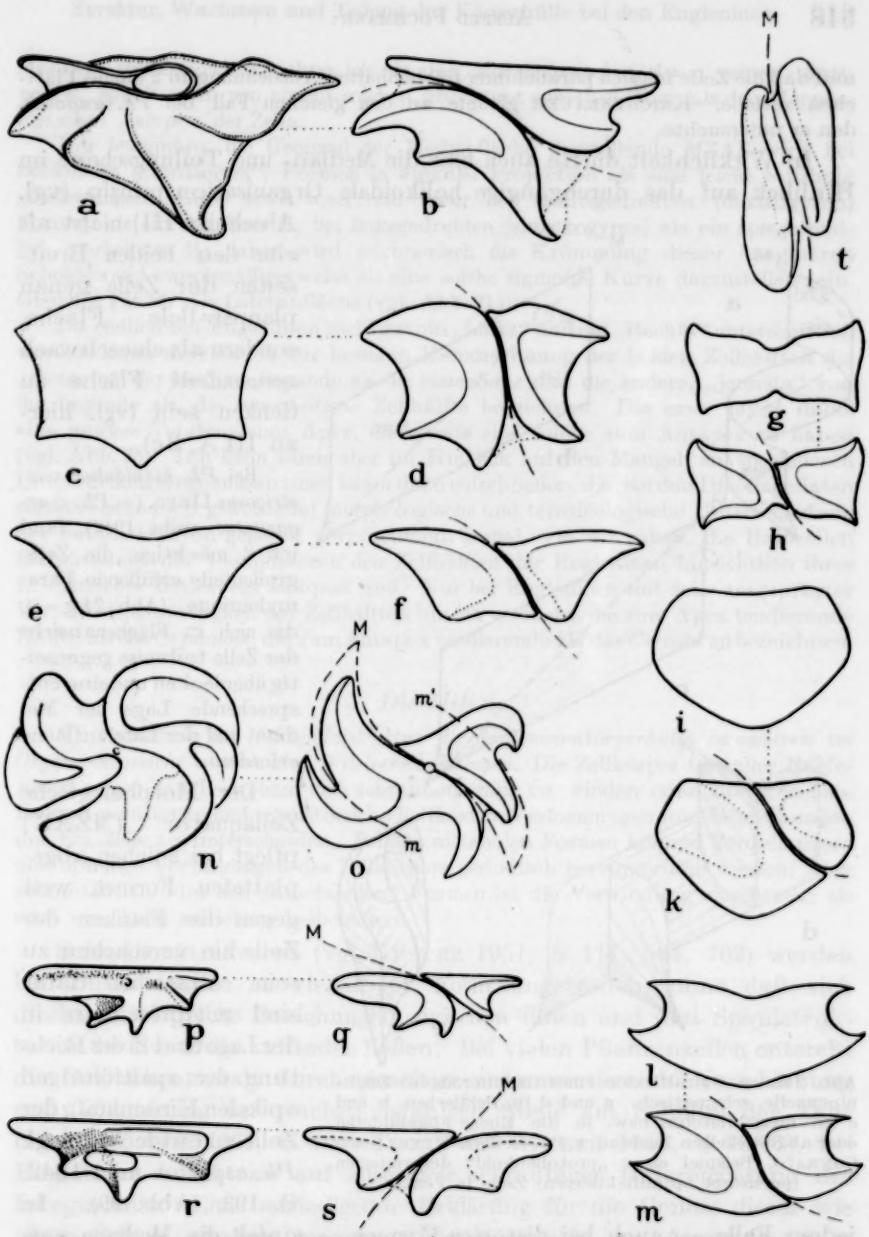

Abb. 24a—t. Versuch einer Rekonstruktion der Symmetrieverhältnisse bei grünen und farblosen (größtenteils „petaloiden") Euglenineen. (Aus Gründen der Anschaulichkeit wurden die meisten Querschnittsfiguren, entgegen der Aufstellungsweise in der Originalbeschreibung, um 180° gedreht.) a, b *Pet. praegnans* SK.; c, d *Pet. platyrhyncha* SK.; e, f *Pet. vulgaris* SK.; g, h *Notosolenus canellatus* SK.; i, k *Not. prismaticus* SK.; l, m *Pet. applanata* SK. (sämtlich SKUJA 1948); n, o *Phacus quinquemarginatus* J. u. SH. (nach JAHN u. SHAWHAN 1942); p, q *Ph. trisulcatus* CONRAD 1942, Apikalansicht und mutmaßliche Symmetrieverhältnisse im oberen Teil der Zelle; r, s Analoges im unteren Teil der Zelle; t *Ph. sulcatus* CONRAD 1942. (Der Original-Querschnittsabbildung wurde jeweils das Symmetriediagramm beigegeben.)

und daß die Zelle folglich parallel ihrer flächenhaften Ausdehnung in 2 dünne Plättchen zerfalle. KRICHENBAUER glaubte an den gleichen Fall bei *Ph. caudatus*, den er untersuchte.

In Wirklichkeit dürfte auch hier die Median- und Teilungsebene im Hinblick auf das durchgängige helikoidale Organisationsprinzip (vgl. Abschnitt III) nicht als eine den beiden Breitseiten der Zelle genau planparallele Fläche, sondern als eine schwach *verwundene* Fläche zu denken sein (vgl. hierzu III A, 3c).

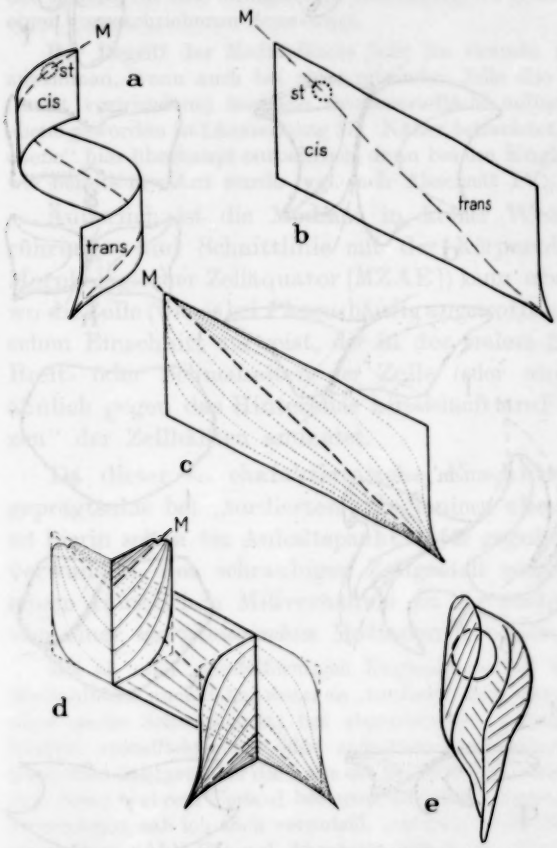

Abb. 25a—e. Spiralflexion einer (bandförmigen) Euglenenzelle, schematisch. a und d im flektierten, b und c im ausgebreiteten bzw. in die Ebene abgebildeten oder abgewickelten Zustand; e *Ph. oscillans* KLEBS (nach CONRAD), Beispiel einer „protohelikoid" deformierten (persistent spiralflektierten) Zelle (s. Text).

Bei *Ph. hispidulus* var. *strigosus* DEFL. (= *Ph. margaritatus* mihi 1942) fand ich 2 mächtige, die Zelle großenteils erfüllende Paramylonringe (Abb. 21g—i), die sich in Flächenansicht der Zelle teilweise gegenseitig überdecken und eine entsprechende Lage der Median- und der Lateranfläche erfordern.

Der Morphologische Zelläquator (MZAE) pflegt bei solchen abgeplatteten Formen weit gegen die Flanken der Zelle hin verschoben zu sein. Anzeichen dafür sind mitunter nur in der Lage und in der Richtung der spaltförmigen apikalen Einsenkung der Zelle zu entdecken (vgl. *Ph. aspidion* mihi 1942, S. 193, Abb. 99). In jedem Falle — auch bei distorten Formen — gipfelt die Mediane notwendigerweise im Bereich des Cytostoms, keineswegs immer in dem am weitesten vorspringenden Punkt der Zelle, und zieht sich als mehr oder weniger gewundene Fläche bis zur Spitze des Endstachels hinab, soweit ein solcher ausgebildet ist.

Den zwischen den beiden Gipfeln der dichotomisch divergierenden Zellhälften am Cytostom gelegenen neutralen Punkte in welchem die Morphologische

Mediane kulminiert, bezeichne ich als den *Morphologischen Apex*, seinen Antipoden, soweit man von einem solchen überhaupt sprechen kann, als den *Morphologischen Antapex* der Zelle.

Der imaginäre, die Grenzen der Medianfläche darstellende MZAE wird bei helikoiden („tordierten") Formen in apikaler Projektion als eine leicht S-förmig geschwungene Linie erscheinen und zwar bei rechtsgedrehten (dextrogyren) Formen als ein reguläres S, bei linksgedrehten (sinistrogyren) als ein spiegelbildlich verkehrtes S; daher wird zeichnerisch die Krümmung dieser imaginären Scheidewand zweckmäßigerweise als eine solche sigmoide Kurve darzustellen sein. Gleiches gilt für die Lateranfläche (vgl. Abb. 21 i).

Da endlich bei Eugleninen nicht gut ein „Links" und ein „Rechts" unterschieden werden kann, möchte ich zur besseren Kennzeichnung der beiden Zellhälften die „diesseits" der Mediane liegende als die *cismediane* und die andere, „jenseits" von ihr liegende als die *transmediane* Zellhälfte bezeichnen. Die erste pflegt dabei eine gewisse Tendenz zum Apex, die zweite eine solche zum Antapex zu haben (vgl. Abb. 25). Ich kann mich aber im Hinblick auf den Mangel an spezielleren Untersuchungsergebnissen noch kaum dazu entschließen, die (bei den Dinoflagellaten selbstverständlich gewordene) morphologische und terminologische Unterscheidung der beiden Hälften generell vorzunehmen, zumal, wie wir sahen, die Halbzellen beispielsweise der Desmidiaceen den Zellhälften der Eugleninen hinsichtlich ihres Integuments keineswegs adäquat sind. Nur bei Eugleninen mit sehr ausgeprägter Verschiedengestaltigkeit der Zellhälften bin ich versucht, die zum Apex tendierende Hälfte als das *Cephaloid*, die zum Antapex tendierende als das *Cercoid* zu bezeichnen.

3. *Die Helixis.*

a) Verhältnis der Helikoidalstruktur der Eugleninenkörperhülle zu anderen im Organismenreiche auftretenden Windeerscheinungen. Die Zellkörper fast aller Eugleninen zeigen das Bestreben, sich schraubenförmig zu winden oder zu verdrehen. Es sind persistente und transitorische helikoidale Verformungen und Verdrehungen der Eu.-Zelle zu unterscheiden. Bei den metabolen Formen können Verdrehungen und spiralige Verbiegungen des Zellkörpers periodisch hervorgerufen werden. Den submetabolen oder den „ametabolen" Formen ist die Verwindung angeboren; sie wird von ihnen zeitlebens beibehalten.

Schraubenstrukturen (vgl. Küster 1951, S. 111, 564, 702) werden bei Pflanzenzellen in vielfältiger Form angetroffen, ohne daß sich direkte ätiologische Beziehungen zwischen ihnen und den Spiralstrukturen der Eu.-Zelle auffinden ließen. Bei vielen Pflanzenzellen entsteht die Schraubengestalt durch einseitige zirkumnutierende Verschiebung und Wanderung der wachstumsfähigen Stelle am Scheitel der Zelle (Disk. Küster 1951, S. 702; Troll und Weber 1953, S. 76/77), bei Eugleninen beruht sie auf allseitiger schraubiger Differenzierung des Integuments. Eine befriedigende Erklärung für die Genese dieser wie jener Gefüge glauben manche Autoren nur in der Annahme einer schraubigen Struktur des Protoplasmas finden zu können (vgl. Troll, S. 79; Seifriz 1952; Abschnitt III A, 1). Das „Schraubungsprinzip in der Natur" ist vieldiskutiert (vgl. auch H. Günther 1919).

b) Schraubenstruktur und Bauplan der Eugleninenzelle. Die Frage nach dem Bauplan der Eu.-Zelle wird, ebenso wie die mit ihr aufs engste

verknüpfte Frage nach der Symmetrie, sehr verschieden beantwortet. Nach PRINGSHEIM sowie PRINGSHEIM und HOVASSE (vgl. Abschnitt III A, 1) sind die Eugleninen nach einem helikoidalen Plan gebaut. SKUJA macht (laut brieflicher Mitteilung) für den Bauplan der E.-Zelle geltend, daß dieser nur relativ als helikoidal zu bezeichnen sei; in der Regel sei nur die an den kinetischen Prozessen teilnehmende äußere Partie des Zellkörpers mehr oder minder ausgeprägt spiralig organisiert bzw. (stabil oder labil) tordiert, wogegen das mehr inerte Zellinnere die ursprüngliche Bilateralität bzw. Dorsiventralität bewahrt habe (SKUJA betrachtet, laut angegebener Mitteilung, *dorsiventrale* Formen als die phylogenetischen Ausgangstypen dieser Gruppe).

Die auffällige kontorte Anordnung der Plastiden bei *Eu. sanguinea* hält REICHENOW (S. 15/16, Abb. 2; Tafel I, Fig. 16) für die Folge der schraubigen Anordnung des unter der KH liegenden plasmatischen Netzwerkes, in das er die Plastiden eingebettet fand (vgl. auch KÜSTER 1951, S. 313).

Von verschiedenen Autoren — so von FRANCÉ 1919 (vgl. I A, 6) — wurde in der Spiralverdrehung der Eu.-Zelle (wie wir heute wissen, zu Unrecht) eine Anpassung zur besseren Überwindung des Reibungswiderstandes beim Schwimmen erblickt (vgl. Diskussion der Ursachen der Verwindung am Schluß der vorliegenden Arbeit, sowie Diskussion POCHMANN 1942, S. 99).

c) Arten der helikoidalen Verformung des Zellkörpers bei den Eugleninen. Die helikoidalen Verdrehungen und Verformungen der metabolen Eu.-Zelle können auf Flexionen und auf Torsionen (vgl. Anmerkung 28) des Zellkörpers zurückgeführt werden; wo die Schrauben- und Korkzieherform diesen Organismen angeboren ist, kann sie mit Flexionen und Torsionen nur in eine gewisse Parallele gesetzt werden.

Als (transitorisch) verformende Momente können bei der lebenden Eu.-Zelle nicht exogene, sondern nur endogene Kräfte in Frage kommen. Als solche sind die spezifischen Kontraktionen und Extensionen des Protoplasmas zu betrachten. Auch persistent verdrehte und verformte Zellen erscheinen auf den ersten Blick in obigem Sinne flektiert und tordiert, ohne daß hier von einer eigentlichen Flexion im physikalischen Sinne gesprochen werden könnte; die hier tätigen Kräfte sind offenbar sehr verschieden von jenen, die eine mechanische Flexion oder Torsion herbeizuführen imstande sind, um so mehr, als hier die Verformung sich in langen Zeiträumen vollzogen hat. In einer gewissen Weise erscheint es deshalb ungerechtfertigt, den Ausdruck „Torsion“[1] (wennschon die Morphologie verdrehte Pflanzenorgane als tordiert zu bezeichnen pflegt) auf die genotypisch festgelegte, persistente Spiralverdrehung der Eu.-Zelle (bzw. ihrer KH) auszudehnen (vgl. Diskussion); er ist, soweit angängig, besser durch den von HIPPOKRATES stammenden Ausdruck *Helixis* = Helikoidalverdrehung (ἕλιξις = Windung) zu ersetzen.

[1] Dürfte dem griechischen ἡ στρέψις entsprechen.

In Absicht auf die uns beschäftigende Organismengruppe bezeichne ich zusammenfassend als ***Strepsis:*** die *transitorische*, auf *Revolution* beruhende, Torsion und Spiralflexion umfassende helikoidale Formveränderung der Zellen metaboler und submetaboler Eugleninen. Sie ist offenkundig eine dynamisch-physiologische Erscheinung; als ***Helixis:*** die auf *Evolution* beruhende, im Laufe der Phylogenese erworbene oder zu erwerbende *persistente* helikoidale Verwindung und Verformung der Zelle und das damit verbundene, mehr oder weniger konstante schraubenförmige Ansteigen der spiraligen Formelemente der KH sowohl bei ametabolen als auch bei metabolen Eugleninen. Sie trägt statisch-morphologischen Charakter (Anmerkung 29).

Nur selten werden unter den „ametabolen" Eugleninen Formen gefunden, die das Idealbild einer der beiden Arten der Verformung, nämlich der Flexion oder der Torsion, verkörpern; häufig scheint ein unordentliches Gemisch verschiedener Systeme der Verformung vorzuliegen, bzw. gelingt es schwer, in solchen Formen noch irgendwelche Gesetzmäßigkeiten zu entdecken. Man fragt sich aber, ob es hier um ein wirklich anarchisches Gemisch gehe, mit dessen Unauflösbarkeit man sich abfinden müsse, oder ob es möglich sei, die einander sichtlich überlagernden Komponenten dieses Gemisches doch ausfindig zu machen. Im folgenden soll, in Anbetracht der Wichtigkeit des Problems der Spiralverdrehung lebender Zellen, der Versuch einer Trennung und Klassifikation der vermuteten Systeme unternommen werden. Diese Trennung scheint mir, wenn überhaupt, nur durch Zurückführung auf einfache geometrische Verhältnisse möglich zu sein.

Die Windung (Terminus der Darstellenden Geometrie) oder Verdrehung (Terminus der Physik) einer Eu.-Zelle wird anschaulich, wenn sie auf den *Zylinder* als dasjenige geometrische System bezogen wird, mit dem sie in ursächlicher Wechselbeziehung steht. Demgemäß wird die „tordierte" Zelle ins Innere eines imaginären Zylinders hineingestellt, eine spiralflektierte Zelle hingegen auf einen solchen Zylinder aufgewickelt zu denken sein (Abb. 26). Hierbei ergeben sich drei Möglichkeiten (s. die 3 folgenden Unterabschnitte α—γ).

α) Die *Protohelixis* (Spiralflexion A) erscheint als eine helikoide der Spiraltendenz einer Flächenpartie auf einem imaginären Zylindermantel (Abb. 26, I) adäquate Verformung der Eu.-Zelle. Eine entsprechende rhomboidische Figur kann durch Aufwickeln auf einen Zylinder zu einem „Schraubenlinienparallelstreifen" (Terminus der Darstellenden Geometrie) gebogen werden (vgl. Anmerkung 30).

In der Natur vertreten abgeplattete, kurz-bandförmige Eu.-Zellen die Stelle dieses Flächenstreifens (*Ph. oscillans* Klebs, *Ph. pseudo-oscillans* Conr. 1943b u. a.). Dessen Dimensionen sowie die „Ganghöhe"[1] der Schraubenlinie und der Durchmesser des imaginären Zylinders können theoretisch, wie auch im Leben variieren, wodurch allein schon sehr verschiedene Zellgestalten zustande kommen können (s. Abb. 27).

[1] Das Produkt aus dem Tangens des Steigwinkels der Schraubenlinie und dem Zylinderumfang.

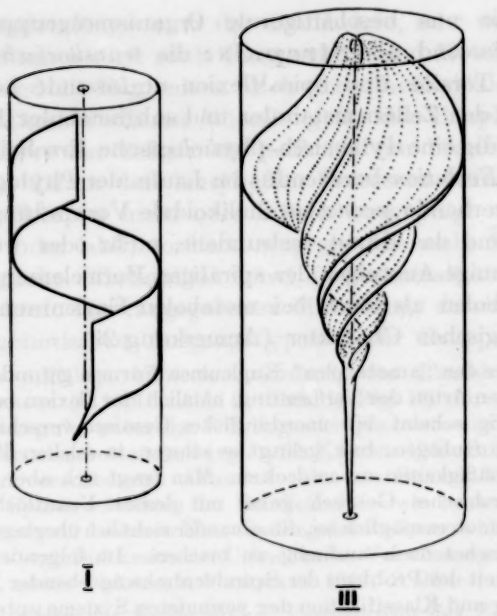

Abb. 26 I—III. Die möglichen Arten der Verwindung und Verformung der Eugleninenzelle, bezogen auf den Zylinder (schematisch): I die *Protohelixis* (Spiralflexion A), II die *Parahelixis* (Spiralflexion B), III die *Euhelixis* (Torsion p. p.).

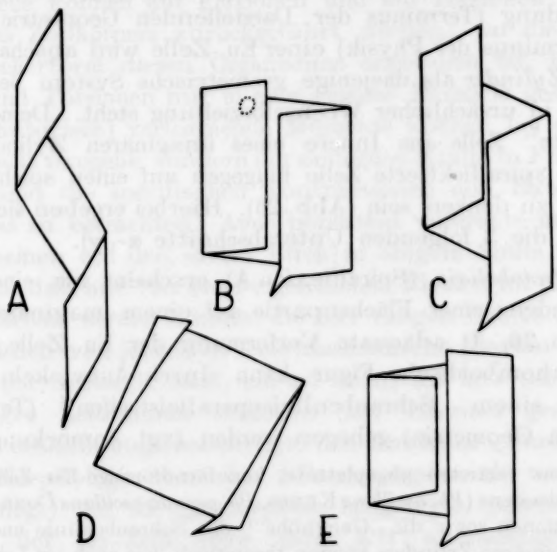

Abb. 27 A—E. Formen und Überreste persistenter spiraliger Flexion bei phakoiden Eugleninen (schematisch).

Wird die Eu.-Zelle als ein dorsiventrales Gebilde aufgefaßt, dann ergibt sich bei dem protohelikoiden Zelltypus, wie er in den *Oscillantes*

vertreten ist, die unüberwindliche Schwierigkeit, eine „Dorsalseite" von einer „Ventralseite" zu unterscheiden. Weder die innere, das Lumen des „Schraubenlinienparallelstreifens" begrenzende, noch die nach außen gekehrte Oberfläche erscheint geeignet, eine der beiden Bezeichnungen anzunehmen. Nicht zu Unrecht, wenngleich in einem anderen Zusammenhang, erschien der Gebrauch der Bezeichnungen „Dorsalseite" und „Ventralseite" CONRAD (1943a, S. 6/7) abwegig.

Die protohelikoide Verbiegung pflegt aber mit einer schiefen Verzerrung des Zellschemas, die als eine Dorsiventralität besonderer Art aufgefaßt werden könnte (vgl. Abb. 32, „diastroph-plakoider" Typus), Hand in Hand zu gehen. Immer sind spiralig flektierte Formen auch schief, und man könnte annehmen, daß erst dank dieser schiefen Verzerrung die Flexionen helikoidal geraten, bzw. scheinen beide Komponenten sich wechselseitig zu erfordern. „Euhelikoide" Formen (s. dort) pflegen weniger schief gebaut zu sein.

β) Die *Parahelixis* (Spiralflexion B) erscheint gegeben, wenn die schon einmal (protohelikoid) flektierte Zelle abermals — nach einem anderen System — helikoidal verformt wurde (Abb. 26 II). Dies setzt voraus, daß gewissermaßen das zylindroide Bezugssystem der Flexion A weitgehend zur Fläche wird, um der sekundären Gestaltveränderung Spielraum zu verschaffen.

Abb. 28. Schwimmkurve von *Ph. Rostafinskii* DREZ.

Man muß den Fall so betrachten, als wäre der ursprüngliche imaginäre Zylinder mitsamt der auf ihn aufgewickelten protohelikoiden Zelle (Abb. 26 I) *platt* geworden und wären die beiden einwärts gekrümmten Flanken der Zelle projektiv mit deren Mittelteil verschmolzen (vgl. Abb. 27). Bei neuerlicher schiefer Aufwickelung der so veränderten Zelle auf einen imaginären zylindrischen Kern wird die Achse des „rudimentären" zylindrischen Bezugssystems der Flexion A nun selbst eine Schraubenlinie auf dem neuen Zylinder zu beschreiben haben und deshalb zu *dessen* Achse schief stehen müssen.

Ich fand diesen Fall weitgehend bei *Ph. Rostafinskii* realisiert, dessen merkwürdig flektierte Individuen eine ganz der Abb. 26 II entsprechende Schwimmbahn beschrieben (Abb. 28).

Es werden hier nicht in so ausgeprägter Weise parahelikoide Formen angetroffen werden können, wie es bei den protohelikoiden der Fall gewesen ist; eher könnte man in dieser *Parahelixis*, wie schon ihr Name besagen möchte, eine mehr oder minder unauffällige Begleiterin der beiden anderen Systeme — wenn man will, auch nur eine mehr oder

minder gesetzmäßige Verfälschung oder Verzerrung jener Systeme im Ausmaße der jeweiligen Organisationshöhe — erblicken. *Ph. trimarginatus*, *Ph. spiralis* (beide ALLEGRE und JAHN 1943) u. a. scheinen deutlich parahelikoiden Einschlag zu haben.

γ) Die *Euhelixis* ist die persistente Windung einer Eugleninenzelle im Sinne echter Torsion. Euhelikoide Formen sind solche, bei welchen die Polaritätsachse (Zentralachse) mit der „Torsionsachse" koinzidiert. Als typisch euhelikoider Formenkreis ist der der *tortus*-Formen zu nennen. Diese Art der Verformung wird bei stark abgeplatteten Zellen ebensowohl wie bei wenig oder nicht abgeplatteten angetroffen.

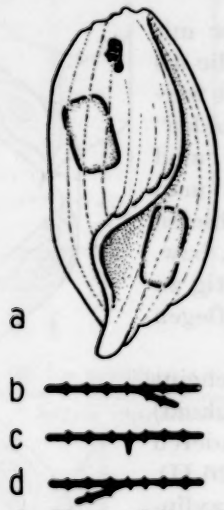

Abb. 29 a—d. *Phacus niloticus* CONR. als Beispiel einer kryptohelikoiden Euglenine. a Frontalansicht; b optischer Querschnitt in der Apikalregion, c in der Körpermitte, d in der Antapikalregion, schematisch; nach CONRAD (1943a).

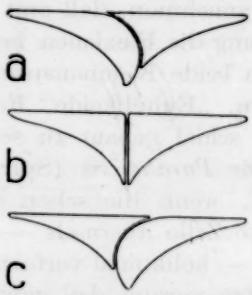

Abb. 30 a—c, Versuch einer Veranschaulichung der Konstitution einer kryptohelikoiden Euglenine; hypothetische Querschnitte wie in voriger Abbildung. Bei a cismediane, bei c transmediane Zellhälfte dominierend; b vermutetes Verhältnis der Zellhälften zueinander in der (indifferenten) Körpermitte.

Zwischen dem protohelikoiden und dem euhelikoiden Zelltypus gibt es jegliche Übergangsformen; bei den metabolen und den submetabolen Eugleninen pflegen ohnehin Flexion und Torsion periodisch und kontinuierlich ineinander überzugehen. Bei den persistent *flektierten* Formen sind es ausschließlich die *peripheren*, bei den persistent *tordierten* Formen hingegen vorwiegend die *zentralen* Partien eines umschriebenen imaginären Zylinders (Abb. 26), die den Zellkörper integrieren.

Die „Protohelixis" scheint insofern bei den „euhelikoiden" Formen ihre Spuren hinterlassen zu haben, als es kein bloßer Zufall sein dürfte, daß — in „Normalaufstellung" der Zelle — bei den rechtsgewendelten euhelikoiden Formen der Apex der „linken" Zellhälfte den der „rechten" meistens überragt, der linke Flügel dem rechten in der Apikalgegend etwas vorgelagert ist, das Stigma sich auf der *linken* Seite (im Sinne des rechtsgewendelten Schraubenlinienparallelstreifens [Abb. 25a und b; 27B] also „vorn") befindet und der Caudalstachel nach *links* gebogen zu sein pflegt wie das rückwärtige Ende dieses Flächenstreifens (bei den

linksgewendelten Formen wären in entsprechender Weise umgekehrte Verhältnisse zu erwarten).

Durch vergleichende Beobachtung mehrerer hundert Eugleninenarten (insbesondere *Phacus*, *Lepocinclis* und *Euglena*) gelange ich zu der Auffassung, daß die Formen, die ich als die euhelikoiden bezeichne, durchweg mit akzessorischen spiraligen Flexionen bzw. mit zum Teil sehr unscheinbaren Rudimenten „protohelikoider" Verhältnisse behaftet seien, so daß jene nicht rein bilateral oder radiär

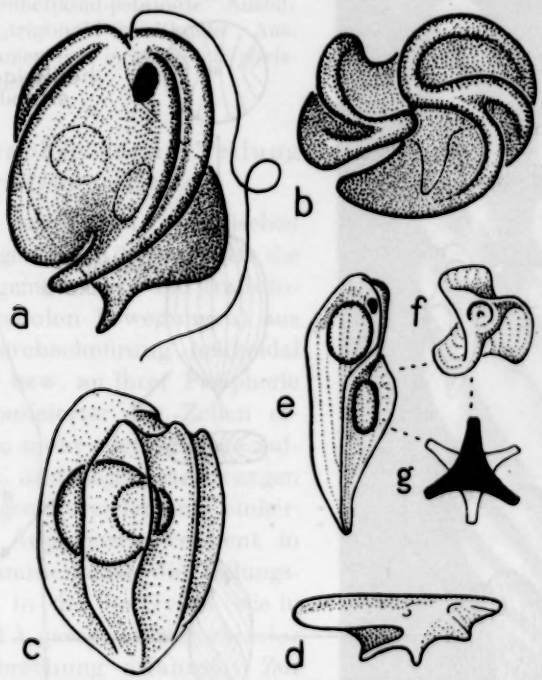

Abb. 31a—g. a und b *Phacus quinquemarginatus* JAHN und SHAWHAN als Beispiel „euhelikoid-petaloider Gestaltung (nach JAHN und SHAWHAN 1942); c und d *Ph. trisulcatus* CONR. als Beispiel „kryptohelikoid-petaloider" Gestaltung (nach CONRAD 1942 und 1943a); e—g *Ph. staurastroides* CONR. als Beispiel „kryptohelikoid-trigonoider" Gestaltung (nach CONRAD 1943 a).

sondern leicht dorsiventral erscheinen. Als solche Rudimente möchte ich z. B. die Asymmetrie des Vorderendes und das Abstehen des Caudalstachels von der Längsachsenrichtung betrachten (vgl. hierzu Abb. 32).

Eine (eu)helikoide Verformung jeder der beiden Zellhälften mag allgemein auch dort angetroffen werden können, wo die Zelle äußerlich untordiert (astroph) erscheint; bei *Ph. niloticus* CONR. 1943a (Abb. 29), bei dem dieser Fall offenbar zutrifft, ist bei genauerer Untersuchung eine gewissermaßen nach *innen* gekehrte Verwindung der Zellhälften zu rekonstruieren (Abb. 30), wenn die merkwürdige Gestaltung des Kieles überhaupt eine Erklärung finden soll. Ich bezeichne solche Formen als *krypt(o)helikoid* und die gewiß nicht seltene Erscheinung der äußerlich unterdrückten Helixis als *Krypt(o)helixis*.

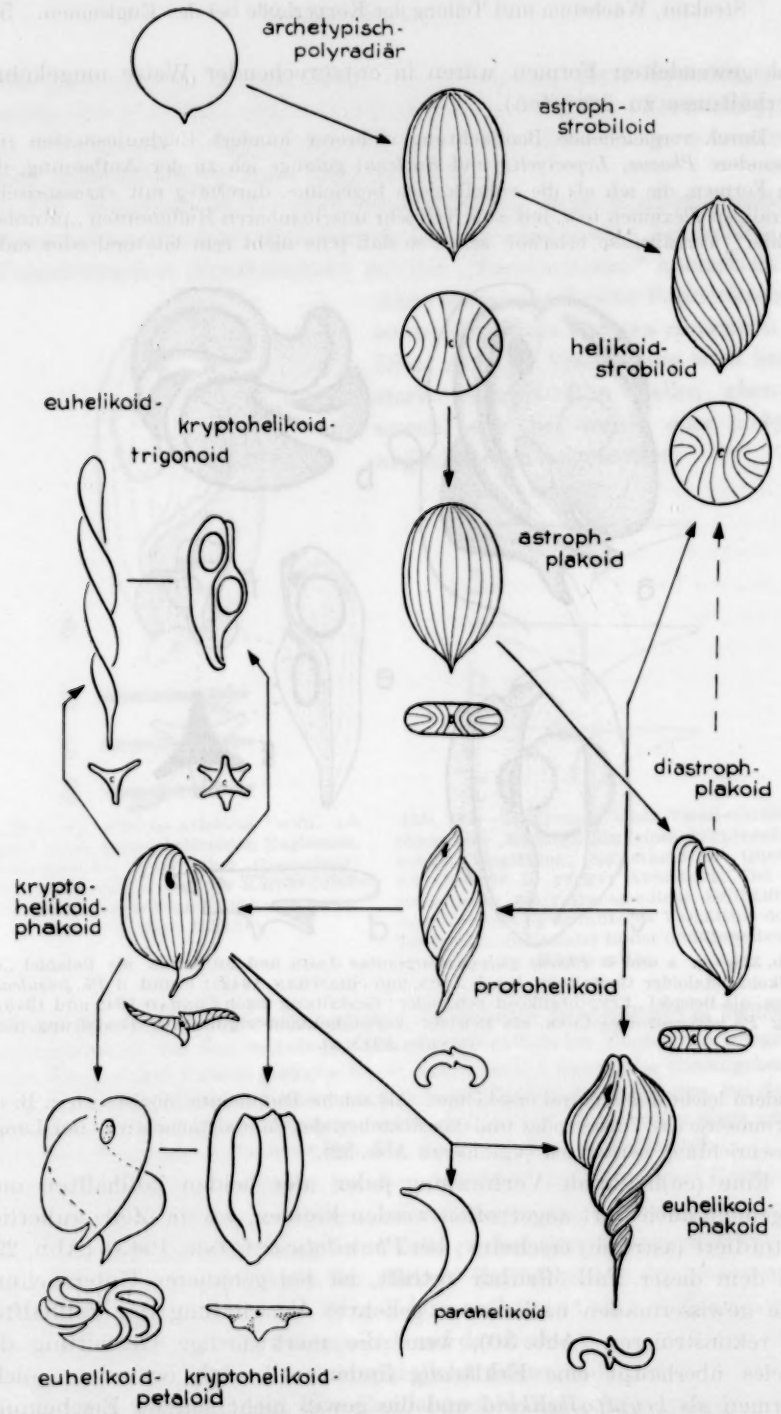

Abb. 32. Versuch einer Darstellung des Werdeganges der *Helixis* der Eugleninen, insbesondere der zu *Phacus* und *Lepocinclis* in naher verwandtschaftlicher Beziehung stehenden ametabolen Formen.

Als kryptohelikoid erscheinen mir z. B. die Petalomonaden und verwandten Formen, denen, bei den grünen Formen, *Ph. trisulcatus* (CONRAD 1943a) (Abb. 31c und d) stark angenähert ist („kryptohelikoid-petalo[monado]ide" Ausbildung, vgl. Abb. 32). Selbst eine „trigonoide", d. h. im hypothetischen Querschnitt dreikantige Form, *Ph. staurastroides* CONR. (ebd.) (vgl. Abb. 31e—g), fand ich kryptohelikoid organisiert. Bei einer grünen „petaloiden" *Phacus*-Form, *Ph. quinquemarginatus* (JAHN und SHAWHAN 1942) (vgl. Abb. 31a und b) erscheint dagegen die Zelle stark „tordiert" („euhelikoid-petaloide" Ausbildung). Die „trigonoid-euhelikoide" Ausbildung ist namentlich in starren *tripteris*-Formen realisiert.

Abb. 33. Modell eines Euglenen-Teilungsstadiums.

B. Topographie der in Teilung begriffenen Zelle.

Mit den langsamen, spezifischen Veränderungen der Körpergestalt, die sich (im Gegensatze zu den transitorischen metabolen Bewegungen) aus der Längsdurchschnürung helikoidal gewundener bzw. an ihrer Peripherie spiralig organisierter Eu.-Zellen ergeben, gehen mehr oder weniger auffällige Form- und Lageveränderungen ihrer spiraligen Formelemente einher. Besonderes Augenmerk verdient in diesem Zusammenhange die Teilungszone selbst, in der die Gyren (wie in Abschnitt II A gesagt wurde) *scheinbar* eine Unterbrechung erfahren. Zur grundsätzlichen Klärung der Frage, welches Schicksal die Gyren an dieser Stelle erleiden und welchen Verlauf sie dort in Wirklichkeit nehmen, erscheint es mir am zweckmäßigsten, die betreffenden Verhältnisse in einem *Modell* nachzubilden (Abb. 33). Dadurch muß die zu einer Lösung drängende Frage, wohin die Gyren in der Teilungszone eigentlich verschwinden, zwangsläufig eine Erklärung finden. Der Modellversuch führt auch im vorliegenden Falle zur Aufdeckung komplizierter Verhältnisse, wie denn der (technisch weder realisierbare noch realisierte) Vorgang der plastischen Längsteilung einer „Schraube" nicht anders als kompliziert sein kann.

Als Beispiel angenommen wurde der Fall einer halb durchgeteilten sinistrogyren Zelle, wie sie mir bei meinen Versuchen in *Ph. pyrum* vorgelegen hatte. Es gelang,

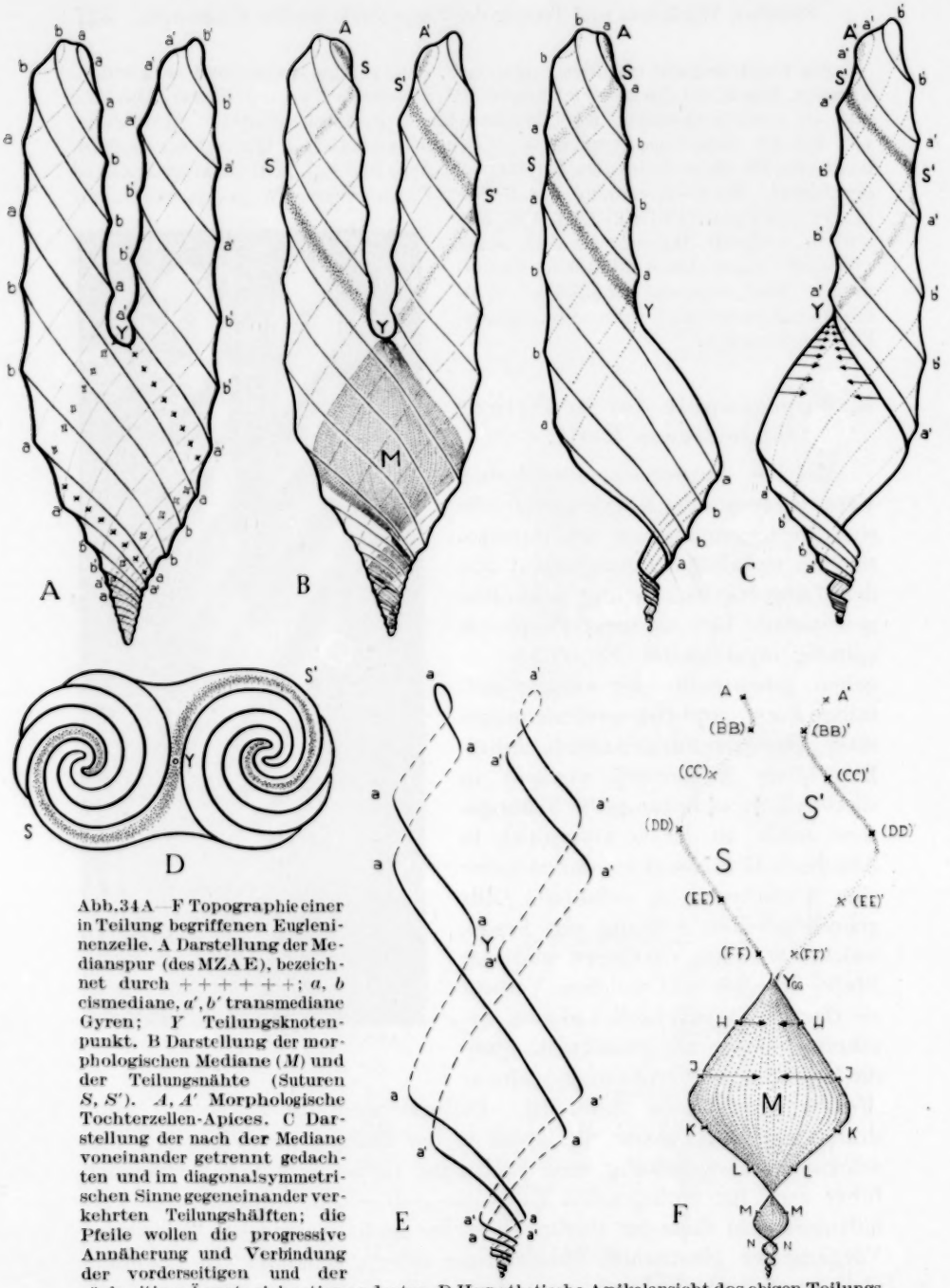

Abb. 34 A—F Topographie einer in Teilung begriffenen Euglenenzelle. A Darstellung der Medianspur (des MZAE), bezeichnet durch + + + + + +; *a*, *b* cismediane, *a'*, *b'* transmediane Gyren; *Y* Teilungsknotenpunkt. B Darstellung der morphologischen Mediane (*M*) und der Teilungsnähte (Suturen *S*, *S'*). *A*, *A'* Morphologische Tochterzellen-Apices. C Darstellung der nach der Mediane voneinander getrennt gedachten und im diagonalsymmetrischen Sinne gegeneinander verkehrten Teilungshälften; die Pfeile wollen die progressive Annäherung und Verbindung der vorderseitigen und der rückseitigen Äquatorialpartien andeuten. D Hypothetische Apikalansicht des obigen Teilungsstadiums und Darstellung der in diagonalsymmetrischem Sinne divergierenden und die Köpfe des Teilungssystems spiralig umlaufenden Teilungsnähte *S*, *S'*. E Verlauf der dem MZAE benachbarten Gyren *a* und *a'* im Teilungsstadium. F Schema der allmählichen Einengung der Medianfläche und der Erzeugung der spiraligen Teilungsnähte *S*, *S'* im Schnürungsprozeß. *Y GG* Teilungsknotenpunkt und Fusionsstelle der konjugierten Punkte *G G*, *H H*, *J J* usw. des MZAE; (*BB*), (*BB*)', (*CC*), (*CC*)', (*DD*), (*DD*)' usw. = integrierende Punkte der Nähte *S*, *S'*.

Modell und Natur völlig miteinander in Einklang zu bringen. Vor allem zeigte es sich auch, daß das Modell des Teilungssystems in dieser und nur in dieser Form möglich sei, wenn es nicht zu irgendwelchen Kollisionen und Diskrepanzen zwischen den vorderseitigen (sichtbaren) und den rückenseitigen (unsichtbaren) Spiralwindungen kommen sollte.

Es ergab sich, daß (wie bereits in Abschnitt II A erwähnt wurde) die Gyren im Teilungsknotenpunkt *Y* nicht endigen, sondern daß sie

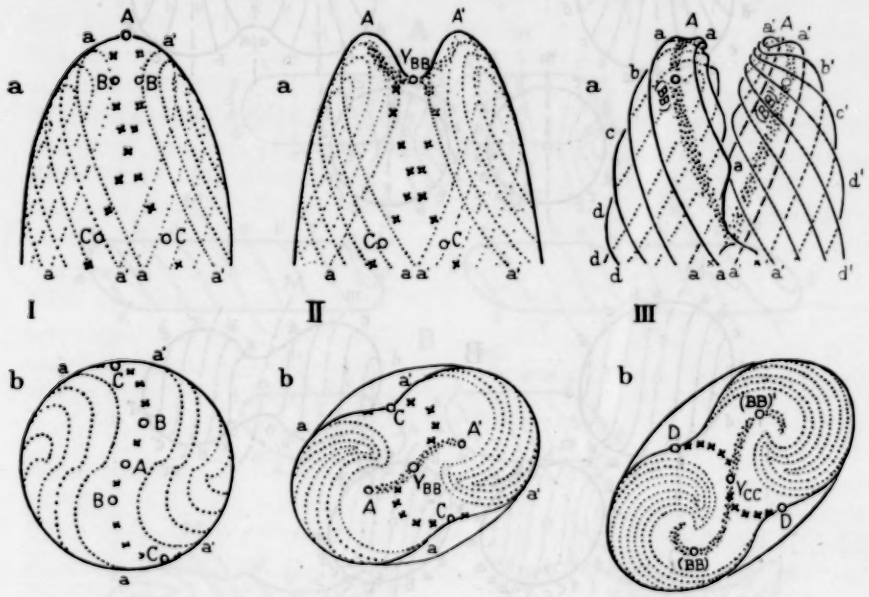

Abb. 35. Schema des Schnürungsvorganges und Erklärung der Lageverhältnisse der Gyren und Teilungsnähte an den durch Schnürung frei werdenden Teilungsköpfen. *a* Aufrisse (Frontalansichten); *b* Grundrisse (Apikalansichten) des Teilungssystems. *A* (*A'*) Apex (Apices). Kennzeichnung des MZAE durch Kreuze, der Teilungsnähte durch Punkthäufung. *B B*, *C C*, *D D* usw. = konjugierte Punkte des MZAE, die nacheinander fusionieren und infolge der unfreiwilligen Rotationsbewegungen der Teilungshälften in räumlich diagonal entgegengesetztem Sinne aus ihrer ursprünglichen Lage auswandern, wobei sie die hypothetischen Teilungsnähte *S*, *S'* erzeugen (vgl. Abb. 34 F). (Die Äquatorialzone erscheint in der Zeichnung breiter als in Wirklichkeit.)

nach wie vor die Zelle in Schraubenwindungen umziehen, wobei lediglich oberhalb des genannten Punktes eine Verengung der Spirale auf die Dicke des jeweils von ihr umschriebenen Teilprotoplasten unausbleiblich ist. Es gelang, alle vorgesehenen Gyren in völliger Harmonie über das Modell zu verteilen. Nunmehr wurde es auch klar, daß die scheinbaren Halbierungsprodukte des jeweils der Teilungszone nächstliegenden Gyrus niemals ein Kontinuum gebildet haben konnten, sondern daß sie einander so begegnen, daß sie im Raum sich rechtwinklig *kreuzen*, wobei jeweils der eine von ihnen nach hinten verschwindet, der andere von hinten her auftaucht (Abb. 34 E und 39).

Bei der apikalen Betrachtung dieses Modells bieten die Teilungspartner einen Anblick, als ob sie beide tordiert worden wären (Abb. 34 D); in Wirklichkeit haben sie sich lediglich im Uhrzeigersinne um ihre indi-

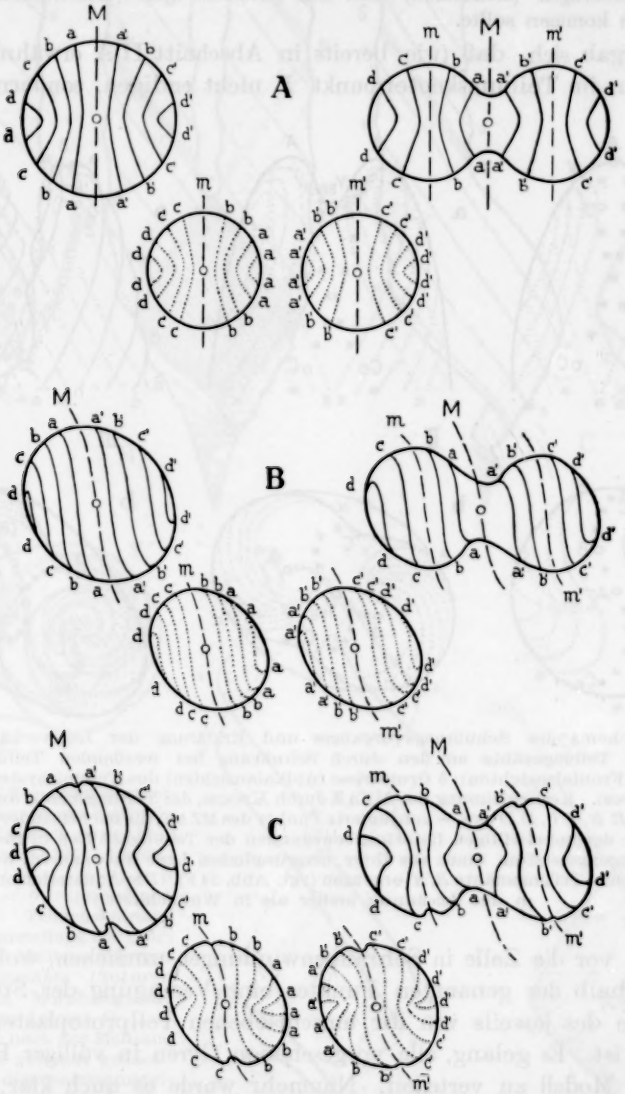

Abb. 36 A—C. Schema des Durchschnürungsvorganges bei drehrunden (strobiloiden) Euglenineu; Apikalansichten. A und B stark vereinfacht, C der Wirklichkeit angenähert.

viduellen Körperachsen gedreht (Erklärung dieses Vorganges in Abschnitt IV B).

Nicht allein im körperlichen Modell, sondern auch im zeichnerischen Experiment lassen sich ähnliche Verhältnisse rekonstruieren und läßt sich selbst die progressive Schnürung (Abb. 35), die kinematische Erzeugung der Teilungsnaht, die um die

Teilungsköpfe spiralig herumgewickelt erscheint, und läßt sich auch die in Abschnitt IV B noch zu erläuternde Rotation und Zirkumnutation der Teilungspartner dem Verständnis erschließen.

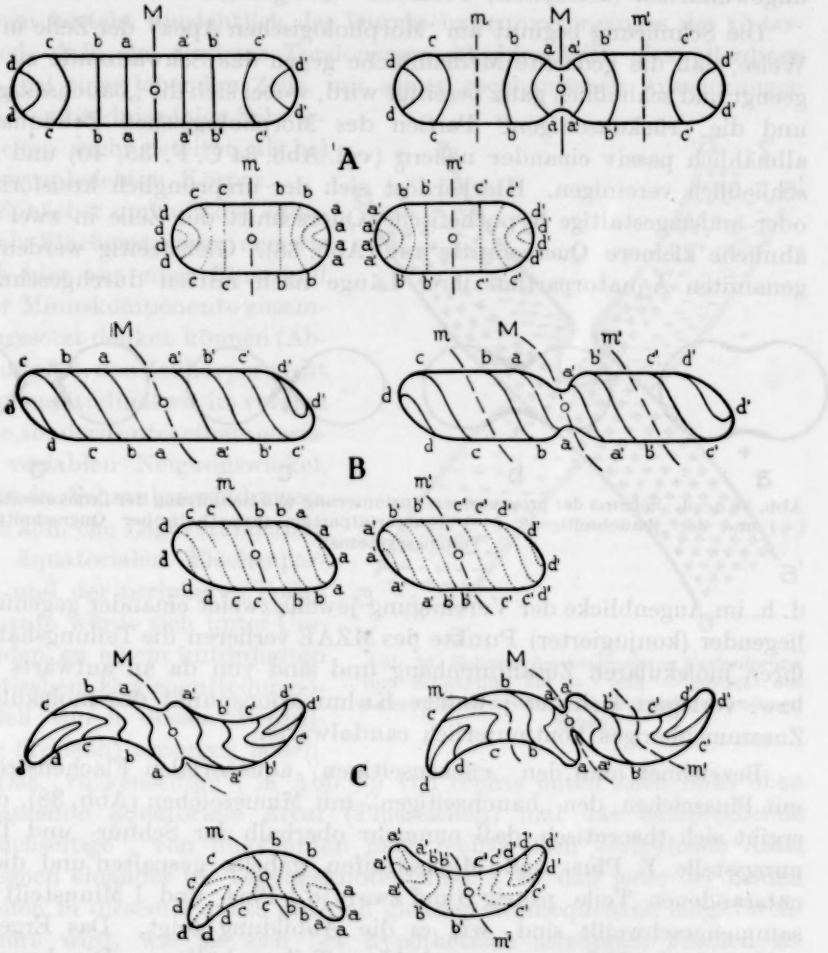

Abb. 37 A—C. Schema des Durchschnürungsvorganges bei abgeplatteten (phakoiden) Eugleninen; Erklärung wie vorige Abbildung.

IV. Abschnitt. Analyse des reinen Bewegungsvorganges bei der Längsdurchschnürung der Eugleninenzelle.

(Erklärung der in Abschnitt II B, 1 beschriebenen Bewegungsvorgänge auf Grund der in Abschnitt III abgeleiteten Gestaltsregeln.)

A. Vorgang bei der Längsdurchschnürung hypothetisch nicht helikoidal gewundener (astropher) Eugleninenzellen.

Da die stärker helikoidal gewundenen Eugleninenformen phylogenetisch durch alle Übergänge mit den schwächer oder kaum merklich

gewundenen Formen verbunden sind, liegt es nahe, die Längsdurchschnürung zuerst theoretisch am einfachen Beispiel einer hypothetisch ungewundenen (astrophen) Form zu verfolgen.

Die Schnürung beginnt am „Morphologischen Apex" der Zelle in der Weise, daß die gedachte Medianfläche gegen das Schwanzende zu eingeengt und schließlich ganz beseitigt wird, wobei sich die „bauchseitigen" und die „rückenseitigen" Partien des Morphologischen Zelläquators allmählich passiv einander nähern (vgl. Abb. 34 C, F, 35, 40) und sich schließlich vereinigen. Hierbei löst sich der ursprünglich kreisförmige oder andersgestaltige hypothetische Querschnitt der Zelle in zwei ihm ähnliche kleinere Querschnitte auf (Abb. 38). Gleichzeitig werden die genannten Äquatorpartien ihrer Länge nach mitten durchgeschnürt,

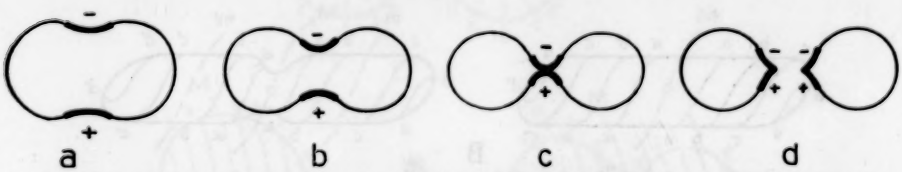

Abb. 38 a—d. Schema der progressiven Fusionierung und Schnürung der „rückenseitigen" (+) und der „bauchseitigen" (—) Äquatorialpartien (hypothetischer Querschnitt des Teilungssystems).

d. h. im Augenblicke der Vereinigung jeweils zweier einander gegenüberliegender (konjugierter) Punkte des MZAE verlieren die Teilungshälften ihren molekularen Zusammenhang und sind von da an aufwärts frei, bzw. verlagert sich der jeweilige Kulminationspunkt des molekularen Zusammenhanges kontinuierlich caudalwärts.

Bezeichnet man den „rückenseitigen" äquatorialen Flächenstreifen mit Pluszeichen, den „bauchseitigen" mit Minuszeichen (Abb. 38), dann ergibt sich theoretisch, daß nunmehr oberhalb der Schnür- und Trennungsstelle *Y* Plus- und Minusstreifen gabelig gespalten und die so entstandenen Teile paarig (und zwar je 1 Plus- und 1 Minusteil) zusammengeschweißt sind, wie es die Abbildung zeigt. Das Ergebnis sind hybride Nahtzonen an beiden Teilungshälften. Die hypothetische „Teilungsnaht" (Sutur *S*, *S'*) ist dabei nach unserer Auffassung die Summe aller jener Orte, an welchen der Reihe nach die Schnürung unter Intussuszeption vonstatten gegangen war.

Die Bewegung ist noch keine komplizierte: die Zellen klaffen primitiv auseinander; der Ort der Teilung, der Teilungsknotenpunkt *Y*, wandert in der Polaritätsachse vom Apex zum Antapex der Zelle „geradlinig" fort und stellt gleichsam einen immanenten Knoten dar, in welchem Schweißung und Schnürung simultan erfolgt.

B. Vorgang bei der Längsdurchschnürung helikoidal gewundener Eugleninenzellen.

Zwischen den imaginären „astrophen" und den helikoidalen Zellformen besteht hinsichtlich des Durchschnürungsvorganges der Unterschied, daß ein gewisses Torsionsmoment hinzutritt, das allerdings hier, bei einer lebenden Zelle, mit seinen mechanischen Auswirkungen dem Verständnis einige Schwierigkeiten mehr bereitet als bei einem unbelebten Körper.

Zunächst umläuft der äquatoriale Flächenstreifen, den wir auch hier aus einer Plus- und einer Minuskomponente zusammengesetzt denken können (Abbildung 39), den Zellkörper nicht mehr longitudinal wie im vorigen Falle, sondern unter einem gewissen variablen Neigungswinkel, somit in Schraubenwindungen. Eine ähnliche Lageveränderung der äquatorialen Flächenpartien und der peripheren Formelemente würde sich unter Umständen an einem untordierten plastischen Euglenen(teilungs)-modell durch dessen Verdrillung (Torsion) erzeugen lassen.

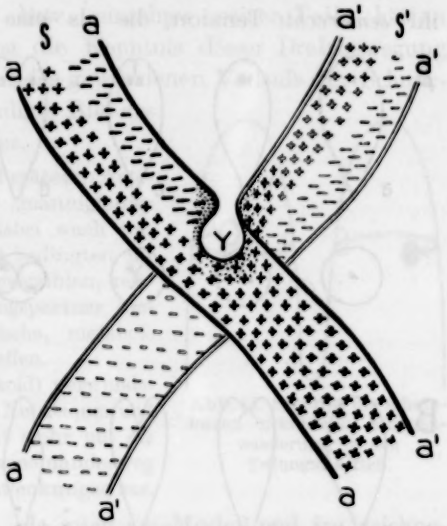

Abb. 39. Schema der progressiven Fusionierung und Schnürung der + - und — -Anteile des äquatorialen Areals bei helikoidal gewundenen Zellen.

Das „rückenseitige", in Abb. 39 von rechts unten nach links oben verlaufende äquatoriale Areal (Pluszeichen) und das entsprechende „bauchseitige", von links unten nach rechts oben verlaufende Areal begegnen einander im Teilungsknotenpunkt *Y* so, daß jeder der beiden Streifen in diesem Punkte mit den gleichen Konsequenzen längsdurchschnürt wird, wie sie sich bei hypothetisch astrophen Formen ergaben; wobei jedoch die eine hybride Nahtzone in einer Schraubenlinie nach vorn gelangt, während dafür die andere im diagonal entgegengesetzten Sinne nach rückwärts verschwindet (vgl. hierzu S. 529 unten).

Die spiralige Teilung geht sichtlich so vonstatten, daß die V-förmig divergierenden Teilungshälften in jeder Phase der Durchschnürung vermöge ihrer Prallheit sich senkrecht zu der Morphologischen Medianen *M*, von der wir sagen können, daß sie nunmehr eine Symmetriefläche der wirkenden Kräfte sei, einzustellen suchen. Wegen der Verwindung des

Ganzen können jene Hälften nicht mehr primitiv „auseinanderklaffen"; zur reinen Schnürbewegung muß vielmehr eine *zirkumnutierende* Bewegung hinzutreten, da die Teilungspartner mit ihren gewissermaßen im vorderen Teil zu knapp gewordenen Hüllen gezwungen sind, in jedem Augenblick eine zu den Wendungen der schwindenden Rest-Medianfläche senkrechte, „normale" Lage einzunehmen.

Die Tension, welche die Schnürung bewirkt, d. h. vielmehr die zu ihr *senkrechte* Tension, die als eine geradlinige Verbindung jeweils

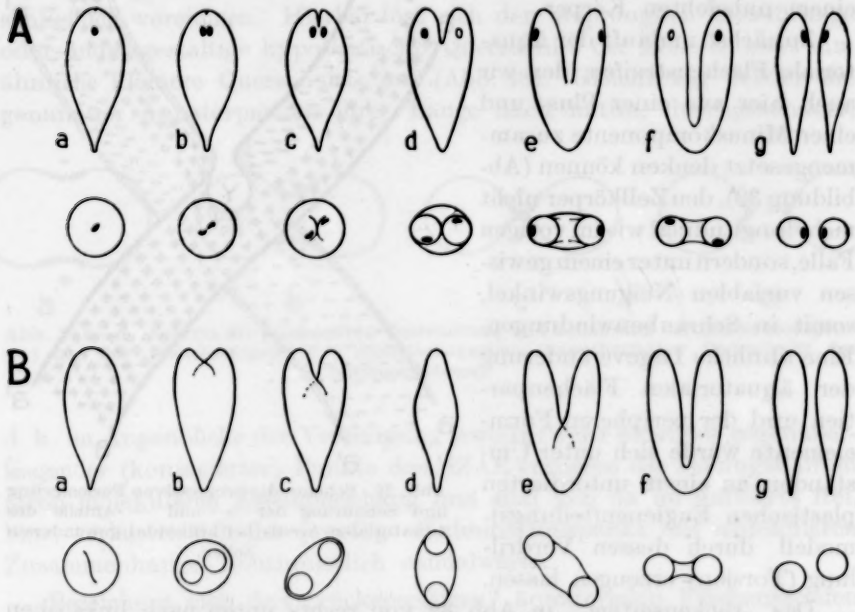

Abb. 40 A u. B. Bewegungsvorgang bei der Teilung helikoidal organisierter Zellen: A bei in der Bildebene fixiert gedachten Teilungshälften; B bei feststehend gedachtem ungeteiltem Hinterende und frei beweglichen (zirkumnutierenden) Köpfen des Teilungssystems (Erklärung im Text).

zweier konjugierter Punkte der MZAE (*D-D'*, *E-E'* usw.) gedacht werden müßte, wandert kontinuierlich antapikalwärts fort und verändert dabei, im jeweiligen Teilungsknotenpunkt *Y* gleich Null werdend, ihre (horizontale) Lage, mit Rücksicht auf den Spiralverlauf des MZAE, ähnlich einer Wetterfahne (Abb. 34 C, F).

Als eine notwendige mechanische Folge des Schnürungsvorganges bei euhelikoiden Zellen ist es anzusehen, daß nicht nur die Teilungshälften um die Längsachse des Teilungssystems unfreiwillig zirkumnutieren, sondern daß die frei gewordenen Teilungspartner vom Teilungsknotenpunkt *Y* an aufwärts auch zu *rotieren* gezwungen sind, wobei dann die Stigmen aus ihrer ursprünglichen Lage herausgeschwenkt werden und die bereits in Abschnitt II B, 1 beschriebenen Migrationen

(Abb. 20c, 40, 41) vollführen. *Die scheinbare zirkuläre Stigmenwanderung ist Ausdruck unfreiwilliger relativer Rotationsbewegungen der Teilungspartner.*

Wegen der relativen Einförmigkeit der spiraligen Formelemente der EKH würden solche Rotationsbewegungen, wie es bisher der Fall war, unbemerkt geblieben sein, wenn nicht Bezugspunkte (in Gestalt der Tochterstigmen) durch ihre Ortsveränderungen uns auf die Drehbewegung des Teilungssystems bzw. einzelner seiner Teile hätten aufmerksam werden lassen. Erst die Kenntnis dieser Drehbewegung ergibt, im Verein mit der Kenntnis des gewundenen Verlaufs der Schnürspalte, ein einigermaßen vollständiges Bild des helikoidalen Teilungsmechanismus.

Die Beobachtung von KLEBS und späteren Autoren, gemäß der die Teilungspartner „mannigfaltige Bewegungen ausführen und sich dabei auch tordieren", dürfte nicht die (kinematisch bedingten, für das Auge unmerklich langsamen) irreversiblen, relativen Rotationsbewegungen der Teilungspartner, sondern nur deren auffällige systrophische, metabole Torsions- und Zerrbewegungen betreffen.

Bei schwach (oder bei kryptohelikoid) verwundenen Eugleninen kann von eigentlichen Nutationen und Rotationen der Teilungshälften nicht mehr gut die Rede sein; sie krümmen sich lediglich voneinander weg und führen dabei nur geringfügige Schwenkungen aus.

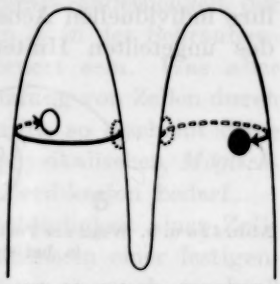

Abb. 41. Schema der scheinbaren zirkulären Stigmenwanderung in den Teilungshälften.

Sowohl am lebenden Objekt, als auch am Modell und im zeichnerischen Experiment habe ich mich vergewissert, daß bei *sinistrogyren* Formen die Teilprotoplasten, in vertikaler Projektion, beide im *entgegengesetzten* Uhrzeigersinne um die gemeinsame Mutterzellen-Zentralachse *zirkumnutieren* müssen, während sie jeder für sich Eigen*rotationen im Uhrzeigersinne* vollführen. Bei dextrogyren Formen verlaufen diese Bewegungen sinngemäß entgegengesetzt. Bemerkenswert ist, daß die beiden Teilungspartner sich voneinander abwickeln, ohne hierbei selbst (kinematisch, nicht metabolisch-systrophisch) eine Torsion zu erleiden.

Es gibt, wenn ich mir davon eine richtige Anschauung bilden konnte, 2 Möglichkeiten der Darstellung dieser komplizierten Vorgänge: entweder die beiden „Köpfe" des Teilungssystems verbleiben in der Bildebene, gleichsam als wären sie zwischen Objektträger und Deckglas eingeklemmt, dann drehen sie sich um ihre eigenen Achsen, während das noch ungeteilte Hinterende um *seine* Achse rotiert (Abb. 40A); oder aber das noch ungeteilte Hinterende der Zelle wird feststehend (festgehalten) gedacht, dann vollführen die Teilungspartner Nutationen um die Längsachse des Teilungssystems und rotieren dabei jeder für sich (Abb. 40B).

Es hat sich mir die Frage aufgedrängt, ob eine mechanische Wechselbeziehung zwischen den Teilungspartnern gegeben sei, in der Form, daß der eine Teil um den anderen oder daß beide Teile gegeneinander nur bestimmte vorgeschriebene Bewegungen ausführen können. Bei näherer Betrachtung dieses Falles wird es klar, daß nur die bereits freigewordenen Köpfe der sich teilenden Zelle eine durch die

schraubige Struktur erzwungene Drehbewegung gegeneinander ausführen können, während ihr noch ungeteiltes, ihnen beiden gemeinsames Hinterende eine solche Bewegungsmöglichkeit naturgemäß nicht haben kann. Die Ähnlichkeit mit einem Schraubenpaar der Mechanik (etwa: Schraube und Schraubenmutter) bleibt daher unvollkommen; möglicherweise aber kann in dem Teilungsknotenpunkt Y an sich ein mechanisches Hindernis erblickt werden, dessen geradliniges Fortschreiten in der vorgeschriebenen Richtung (vgl. Anmerkung 31) *beide* Teilungspartner in eine relative Bewegung versetzt, wie sie bei der Bewegung einer Schraube gegen die Schraubenmutter anzutreffen ist.

Es erhebt sich noch die Frage, mit welcher relativen Geschwindigkeit die Teilungspartner während der Teilung um ihre Achsen rotieren. Ich glaube, ableiten zu dürfen, daß die Umdrehung der Teilungspartner um ihre individuellen Achsen doppelt so schnell erfolgt als die Umdrehung des ungeteilten Hinterendes der Zelle um die Mutterzellen-Zentral-

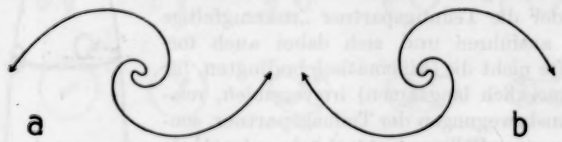

Abb. 42 a u. b. Wege der Tochterzellen-Apices, die diese bei der Teilung zurücklegen müssen (a bei sinistrogyren, b bei dextrogyren Formen).

achse, bzw. als die Nutation der Teilprotoplasten um diese Achse (vgl. Abb. 40 A!).

Bei der progressiven Längsdurchschnürung der Zelle entfernen sich die Massen der Teilprotoplasten durch gegenseitige Verdrängung stetig voneinander. Der Weg, den jeder der beiden Tochterzellenscheitel hierbei zurücklegt, dürfte mit Rücksicht auf die Nutationsbewegung als eine Schleuderkurve (Abb. 42) zu denken sein.

Die *Irreversibilität* der relativen Rotationsbewegungen der Teilungspartner ergibt sich aus der Tatsache, daß der Schnürungsvorgang selbst irreversibel ist, da durch ihn die Medianfläche bis zu ihrem völligen Verschwinden eingeengt wird und da somit die Voraussetzung dafür verlorengeht, daß die Teilungspartner jemals in eine von ihnen vorher innegehabte gegenseitige Lage zurückkehren können. *Regellose* Zerrbewegungen der Teilungspartner führen zwangsläufig zu deren immer weiterer gegenseitiger Abschnürung und insofern zu *geregelten*, irreversiblen, relativen Lageveränderungen.

Diskussion der Ursachen der persistenten Helikoidalverwindung der Eugleninenzelle.

Ausgehend von der allgemeinen Erfahrung, daß Strukturen und Funktionen in Organismen einander wechselseitig zu erfordern pflegen, können wir uns mit einer einseitig kausalen Erklärung der Spiralverdrehung der Eugleninenzelle nicht zufrieden zeigen. Gewiß wäre es nahe-

liegend, spiralige Gebilde allgemein mit Asymmetrie der molekularen Bestandteile des Cytoplasmas zu erklären, wie es neuerdings seitens der Protoplasmatik geschieht; um aber den Spezialfall der Verwindung einer Eugleninenzelle verstehen zu können, wird es unumgänglich sein, die möglichen Ursachen einer solchen Gestaltung näher zu beleuchten. Alle bisher aufgestellten Hypothesen haben miteinander gemein, daß sie das Verwindungsproblem nicht im entfernten zu erschöpfen vermögen. Weder kann man 1. in den spiraligen Formelementen der Eugleninenkörperhülle mit vollem Recht formative, versteifende Gebilde (Stützfibrillen) erblicken; noch können 2. die Spiralstrukturen als selbständig-kontraktile, für die metabole Formveränderlichkeit der Zelle verantwortliche Gebilde gelten; noch kann 3. in der Schraubenform eine hydrodynamische Zweckform verkörpert sein. Was aber schließlich die neuere Erklärung der Spiralverwindung von Zellen durch Annahme asymmetrischer Plasmabausteine betrifft, so erscheint diese vorerst nur als Hypothese zur Erklärung der physikalischen *Möglichkeit* der Spiralverwindung, die durchaus ihrer Verifikation bedarf.

ad 1. Die Formbeständigkeit und Formselbständigkeit einer Zelle hängt nicht notwendigerweise von dem Vorhandensein einer festigenden Hülle oder eines versteifenden äußeren Gerüstes ab; auch „nackte" Protisten können über eine charakteristische, gleichbleibende Gestalt verfügen (Abschnitt I B, 1).

ad 2. Es liegen keine Beobachtungen vor, die das Vorhandensein von Myonemen oder Myophanen in der Eugleninenkörperhülle wahrscheinlich machen würden; die Kontraktilität scheint dem Cytoplasma selbst als der primitivsten Form des Muskels innezuwohnen (ebd.).

ad 3. Schraubige Flagellatenformen sind nicht notwendigerweise uach Stromlinien- oder Turbinenformen; Schwimmbewegungen werden von solchen Formen im richtigen wie im umgekehrten Windungssinne der Körperhüllstrukturen ausgeführt. Der Reibungswiderstand ist in kapillaren Größenordnungen nicht als ein die Schwimmbewegung wesentlich beeinträchtigender Faktor zu werten, wiewohl das flüssige Milieu als Bewegungspartner der Zelle nicht umgangen werden kann.

Der Grund für die helikoidale Verdrehung der Eugleninenzelle hat bisher, wie ersichtlich, nicht (oder nicht eindeutig) erkannt werden können.

Die persönliche, auf Grund der Beschäftigung mit dem komplexen Helixisproblem und der spiraligen Cytodiärese erlangte Anschauung der Verfassers ist es, daß in der spiraligen Teilung nicht nur die *Folge* der Spiralverdrehung, sondern fortgesetzt auch wieder eine ihrer *Ursachen* zu erblicken sei, daß nämlich in der schraubigen Anordnung der Körperhüllenbestandteile eine Voraussetzung für die Entstehung gewisser scherender Tensionen in der engbegrenzten Teilungszone gegeben sei,

die geeignet sein könnten, die molekulare Kohärenz der zäh-viskosen Körperhülle und des Plasmas im Teilungsakt überwinden zu helfen und sich außerdem *reaktiv* auf die Körpergestalt der Tochterzellen auszuwirken. Es scheint hier der bemerkenswerte Fall gegeben zu sein, daß in der schraubigen Körperhüllstruktur (die nur der zufällig sichtbare Ausdruck einer entsprechenden peripheren Plasmakonfiguration sein mag) *potentielle Torsionsenergie* aufgespeichert ist, die bei der Teilung die Tochterprotoplasten in langsam rotierende Bewegung geraten und in der Teilungszone *Y* eine diagonale (tangentiale) Tension entstehen läßt, die den Teilungsakt zu beschleunigen oder zu unterstützen vermag und die im übrigen reflexiv für den Fortbestand der Spiralanordnung der peripheren Plasmapartien nebst der der Körperhülle sorgt.

Es fragt sich, ob die Annahme der Entstehung von protoplasmatischen Spiralstrukturen auf Grund der gemutmaßten Asymmetrie von Plasmabausteinen und deren schraubiger Aneinanderreihung aufrechtzuerhalten sei; spiralige Anordnung auf solcher Grundlage würde die gegenseitige gesetzmäßige Zuordnung der (in Wirklichkeit offenbar wirren, fädigen, thixotropen) Moleküle des Plasmas im Sinne von Kristallisationsphänomenen notwendig erscheinen lassen. Gerade im Charakter des physikalischen Vorganges der Torsion (deren Spuren wir, wenn nicht in der spiraligen Zellhüllenstruktur unmittelbar, so doch im Teilungsvorgang gefunden zu haben glauben) ist es aber begründet, daß hier nicht die Stabilität, sondern im Gegenteil die *Labilität* (oder die Indifferenz) der gegenseitigen Lagebeziehungen der submikroskopischen Plasmabausteine Voraussetzung für das Zustandekommen helikoider („tordierter") Zellformen sei. Man könnte sagen, daß die schraubigen Lage- und Gestaltveränderungen der Fasermoleküle oder der Mikrofibrillen der äußeren Zellbezirke durch die gegenseitige Verschiebung, den Schub, den sie durch die diagonale bzw. tangentiale Zerrung in der Teilungszone höchstwahrscheinlich erfahren, *erzwungen sind, ohne daß die Molekülgestalt für das Zustandekommen einer schraubigen Zellkonfiguration entscheidend gewesen wäre.*

Unbeantwortet bleibt nach wie vor die Frage, ob im vorliegenden Falle die Struktur oder ob die Funktion das Primäre gewesen sei, möge der etwaige Vorsprung noch so unbedeutend gewesen sein. Erst eingehendere Untersuchungen über die zweifellos vorhandenen energetischen Wechselbeziehungen zwischen spiraliger Plasmateilung und Spiralstruktur der peripheren Plasmabezirke würden in einer solchen Hinsicht mehr Klarheit zu bringen vermögen.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Die Eugleninenkörperhülle erweist sich als eine flexible Plakophytenmembran, die aus mehreren ineinandergeschachtelten, verschieden-

altrigen und in unterschiedlichem Koagulations- und Entwicklungszustand befindlichen Zonen besteht. Die Membranstreifen (Spiren, striae, Gyren) erscheinen als deutlich schleifen- oder ringförmige, konzentrische Zonen symmetrisch an beiden Zellhälften; sie sind Orte vermehrter Abscheidung von Körperhüllsubstanz, verminderter Membranresistenz und damit Herde oder Organellen des interkalaren Wachstums der Körperhülle. Im Maße der helikoidalen Verwindung der Zelle erscheinen sie mitverwunden. Sie überqueren die Morphologische Mediane bzw. den Morphologischen Zelläquator niemals, sondern bleiben stets entweder auf die eine oder auf die andere Zellhälfte beschränkt. Die Gyren erscheinen in konstanter und dazu theoretisch in gerader Zahl; sie werden durch Längsspaltung vermehrt, bei der Längsdurchschnürung der Zelle zahlenmäßig halbiert und so zu gleichen Anteilen auf die Tochterzellen vererbt, niemals durch die „Teilungsebene" entzweigeschnitten.

Die Symmetrie der Eugleninenzelle ist eine durch deren helikoidale Verwindung oder Verbiegung — oftmals bis zur Unkenntlichkeit — abgewandelte und verschrobene bilaterale Similissymmetrie. Als Hauptsymmetriefläche dient die verwundene Mediane; alle ihr zugeordneten Nebensymmetrieflächen sind ebenfalls verwunden, die zu rekonstruierenden Achsen zum Teil verbogen.

Die in der Natur auftretenden Typen der helikoidalen Verwindung und Verformung der Eugleninenzelle sind Torsionen und spiraligen Flexionen adäquat; sie können durch Eintragung in imaginäre (besonders zylindrische) Bezugssysteme veranschaulicht werden. Es sind persistente, auf Evolution beruhende, und transitorische, auf Revolution beruhende Verdrehungen und Verformungen der Eugleninenzelle zu unterscheiden.

Die Zellteilung, normalerweise eine vom Apex zum Antapex fortschreitende Längsdurchschnürung, verläuft bei helikoidal verwundenen wie bei (hypothetisch) nichtverwundenen Zellen unter den Anzeichen der progressiven Einengung der imaginären Zellmediane bis zu deren völligem Verschwinden. An jeder der beiden Tochterzellen hinterbleibt die hypothetische Teilungsnaht. Bei verwundenen Zellformen nimmt die Schnürung einen der Verwindung der Zellmediane bzw. dem Spiralverlauf des Morphologischen Zelläquators entsprechenden gewundenen Verlauf. Vermöge der spiraligen Teilung kann die Körperhülle der Länge nach in zwei konsimile Hälften zerfallen, ohne daß ihre spiraligen Formelemente durchschnitten werden müßten. Zum Nachweis der spiraligen Teilung wird bei helikoidalen Formen durch Anwendung eines Kontrastmittels (Tusche) in der Teilungszone ein helikodromischer medianer Schatten erzeugt.

Der reine Bewegungsvorgang bei der Längsteilung solcher Zellen ist gegenüber dem entsprechenden Vorgang bei (hypothetisch) ungewundenen Zellformen ein grundlegend veränderter. Das Auseinanderstreben der Teilungspartner ist hier an spezifische Rotations- und Nutationsbewegungen der Tochterhälften gebunden. Als sicheres Anzeichen für das Stattfinden solcher Lageveränderungen können bisher übersehene, scheinbare, zirkuläre Wanderungen der Stigmen in den Köpfen des Teilungssystems gelten. Im Verlaufe des apikal-antapikalen Fortschreitens der Schnürspalte zirkumnutieren die Teilprotoplasten entsprechend den Wendungen der im Schwinden begriffenen verwundenen Medianfläche, wobei sie gezwungen sind, sich stets „senkrecht" zu deren Restfläche einzustellen. Hieraus resultieren außerdem Rotationen der Teilprotoplasten um ihre individuellen Hauptachsen. Die Nutationsbewegungen verlaufen notwendigerweise im richtigen Sinne der Verwindung der Zelle, die Rotationsbewegungen beider Tochterhälften im umgekehrten Windungssinne. Die Geschwindigkeit der Rotation ist als die doppelte der Nutationsgeschwindigkeit anzusehen. Diese langsamen, unfreiwilligen, relativen Bewegungen sind im Gegensatze zu den metabolischen, systrophischen Torsionsbewegungen der Teilprotoplasten irreversibel. Die Teilungspartner wickeln sich voneinander ab, ohne selbst (kinematisch) eine andere als die Deformation zu erleiden, die durch den reinen Schnürungsprozeß, d. h. durch die progressive Einengung der Medianfläche bis zu deren Verschwinden, hervorgerufen wird.

Anmerkungen.

1. KLEBS (1886—1888, S. 403/04) kritisiert ausführlich die Anwendung der Bezeichnung „Cuticula" auf die EKH.

2. Schon DELAGE (1896, S. 305) bezweifelt nicht, daß die Metabolie eine Wirkung der Kontraktilität des Protoplasmas oder doch höchstens primitiver, noch nicht erkennbarer myonemähnlicher Differenzierungen sei, und stellt sich (ebd., Fußnote 2) gegen die von KHAWKINE geäußerte Ansicht, die auf die Körperoberfläche beschränkten Streifen des Ektoplasmas hätten Beziehung zur Kontraktilität des Zellkörpers. — Wie auch PRINGSHEIM (1948, S. 55) betont, erscheint eine etwaige Metabolie keineswegs als das Produkt der Zusammenziehung und Ausdehnung kontraktiler Elemente des Periplasten, sondern als das Ergebnis metaboler Veränderungen des Protoplasten. — Kontraktilität äußert sich in gleicher Weise im Cytoplasma wie im Muskel als seinem „höchsten" Derivat (SEIFRIZ 1952, S. 77/78; S. 109; FREY-WYSSLING 1949; 1953, S. 186ff; S. 358/59). Über Kontraktilität und metabole Bewegungen der Eugleninen vgl. KLEBS 1883, S. 257—259; DELAGE und HÉROUARD, S. 305 und 345; F. GÜNTHER, S. 558/59; FRITSCH 1935, S. 12; PFEIFFER, S. 67; PRINGSHEIM 1948, S. 55; PRINGSHEIM und HOVASSE, S. 505; SEIFRIZ 1952, S. 90 u. a.).

3. Ähnliche Erscheinungen beschreibt COHN (1854, S. 423, Tafel 22, Fig. 4) bei dem Ciliaten *Loxodes* nach Behandlung mit Alkohol: „Hier hatte sich die Membran nämlich an beiden Seiten des Thieres aufgebläht, während sie am oberen und unteren Ende noch festhaftete, so daß der Körper gewissermaßen geflügelt erschien. . ." (!) (vgl. ebd. S. 427/28, Fußnote 1). — Auch bei *Ph. costatus* soll

(nach BRETSCHNEIDER 1925) die „Pellicula" vom Protoplasten „abgehoben" sein, ohne daß B. an krankhafte Erscheinungen denkt. Eine Pellicula, die nicht oder doch nur stellenweise (nämlich entlang der Spiralleisten) mit dem Cytoplasma zusammenhängt, ist aber schwer vorstellbar; es dürften B. vermutlich nur Zellen mit zentripetal verdickter hyaliner KH vorgelegen haben.

4. Rhizopodien als solche kommen bei farblosen Eugleninen vor (vgl. SKUJA 1948, Tafel 28, Fig. 8—10, S. 235—238: *Rhizaspis* SKUJA; bei diesem Organismus auch Längsteilung im rhizopodialen Zustand, die am Hinterende beginnt. (Seine ebenfalls rhizopodiale Gattung *Protaspis* hat SKUJA neuerdings zu den Dinophyceen gestellt.) Von PÉNARD wurde die Aussendung eines Pseudopodiums durch Öffnen der „Plasmamembran" bei *Heteronema* dargestellt (vgl. SENN, S. 182, Abb. 132).

5. J. A. F. PLATEAU zeigte, daß man einem Flüssigkeitstropfen (!) verschiedenerlei Form geben könne, wenn man ihn in ein entsprechendes Gerüst aus Draht einhänge. Nach KOLTZOFF, der sich auf ihn beruft, muß eine Zelle oder ein Teil einer Zelle, die in ihrer Gestalt von der Kugelform abweicht, ein festes Skelet besitzen, das dem „flüssigen" Protoplasma eine entsprechende äußere Form verleiht. Er warnte jedoch vor dem Bestreben, eine *jede* Faser als ein formatives Element zu deuten. — Bei Infusorien wie bei Flagellaten (besonders Dino- und Chrysomonaden) gibt es nackte Formen, die trotz der Abwesenheit eines sichtbaren formativen Systems formbeständig und formselbständig sind; dies führen manche Autoren auf die festigende Wirkung fibrillärer Strukturen im Innern des Protoplasten zurück (Disk. KÜSTER 1951, S. 97, 695). — Es ist zu erwähnen, daß viele rein kugelige Eu. (z. B. gewisse kugelige *Lepocinclis*-Arten) deutliche Spiralstreifung zeigen, die hier, nach der Theorie KOLTZOFFS, entbehrlich sein müßte.

6. Nicht unmöglich erscheint hingegen KLEIN (1930, S. 417) eine auch *stützende* Funktion des „Silberliniensystems" bei Flagellaten. DEFLANDRE (1931, S. 43) hält eine solche nicht für die ursprüngliche Funktion der Silberliniensysteme.

7. Die Annahme sich kreuzender Liniensysteme im Integument von Protisten reicht wohl auf DUJARDIN zurück, der gewissen Ciliaten eine „netzförmige, kontraktile Hülle" (enveloppe lâche reticulée) zuschreibt (Disk.: COHN 1854, S. 420/21; vgl. KLEBS 1883, S. 245, Fußnote 4).

8. Es wurde angenommen, daß die in den Gyren entstehenden Grübchen einer verminderten Ausscheidung von KH-Substanz ihre Entstehung verdanken; nicht minder wahrscheinlich wäre es, daß die Grübchen durch Lösungsvorgänge entstehen. Ähnlich äußerte sich KÜSTER (1913, S. 44) bezüglich der leiterförmigen Durchbrechungen in den Querwänden der Tracheen vieler Pflanzen.

9. F. GÜNTHER erklärt die Fähigkeit der Eu., auf einem festen Substrat kriechende Bewegungen auszuführen, mit sehr geringfügigen peristaltischen Bewegungen des Periplasten, die sich auf die KH übertragen und die Zelle fortstemmen sollen. Die Längs- und die Querstreifen sollen dabei nach GÜNTHER entscheidend mitwirken. — Bei *Phacus*, wo die Querstreifen am deutlichsten ausgeprägt sind, wurden entsprechende Gleitbewegungen bisher nicht beobachtet.

10. SKUJA (1948, S. 187; Tafel XXI, Fig. 17 und 18) beschreibt bei *Eu. oblonga* subpelliculäre, quer zu den Chromatophorenbändern verlaufende Granularreihen, die er gleichfalls mit der Tektinabsonderung in Zusammenhang bringt.

11. Die Ausstoßung von Schleimtröpfchen und Trichocysten deutet BRESSLAU als einen Entgiftungsversuch der Zelle; F. GÜNTHER (1928, S. 561) erklärt sie als eine die Kriechbewegung vorbereitende Maßnahme der Zelle und KRÜGER (Arch. Protistenkde Bd. 83, S. 321—323) erörtert die Möglichkeit, daß die Trichocysten bei den Flagellaten als zusätzliche Bewegungsorganellen neben den Geißeln in Erscheinung treten können. HUBER-PESTALOZZI (1950, Binnengewässer Bd. 16, 3. Teil) deutet die Trichocysten der Flagellaten als eine Sicherungs- und Schutz-

vorrichtung der Zelle, die ihr erlaubt, sich aus einer Gefahrenzone zu entfernen. (Vgl. auch KLEBS 1883, S. 278, Fußnote 5; BRESSLAU 1921 b, S. 59, Fußnote 4; W. SCHNEIDER 1930, S. 486).

12. SCHÜTT (1899, S. 621 ff.) beobachtete das Festsetzen bei einer Dinophycee, *Steiniella mitra*, und hält die Klebemasse vermutungsweise für extramembranöses Plasma. Ich konnte beobachten, wie ein *Phacus* des *pyrum*-Formenkreises „sitzend" außerordentlich rasch und ausdauernd um seine Körperachse rotierte, ohne daß der an der Spitze des langen, geraden Endstachels ausgetretene Schleimstrang infolge der übermäßigen Verdrillung abgerissen wäre.

13. BARG beschreibt (nach LÜTKEMÜLLER) neuere Fälle von Zonenbildung bei *Penium*, die mit der interkalaren Wandbildung bei den Eugleninen in eine gewisse Parallele gesetzt werden könnte. Hier wie dort werden irgendwie Membranen gesprengt, mit dem Unterschied, daß die aus Zellulose gebildete Desmidiaceenmembran in dem von BARG S. 424/25, Abb. 35, angeführten Falle vorwiegend *sukzedan* — in räumlicher und zeitlicher Aufeinanderfolge — gesprengt wird, wogegen die „Sprengung" der nicht aus Zellulose bestehenden EKH an mehreren Stellen *simultan* erfolgt. (Disk. verschiedener Fälle sukzed. Zwischenbänderbildung: KÜSTER 1951, S. 534 ff.)

14. Nach meinen bisherigen Erfahrungen findet (wenigstens bei gestreiften Eugleninen) kein kontinuierliches Weitenwachstum statt; CHADEFAUD (1938, S. 573) hält aber alle Eu. für gestreift, so daß nach ihm keine Ausnahmen zulässig wären. Ungeklärt erscheinen mir in dieser Hinsicht nur die Membranverhältnisse der Petalomonaden und verwandten Formen, bei welchen Interkalarstreifen anscheinend nicht (oder nicht mit Bestimmtheit) beobachtet wurden. Lediglich beschreibt z. B. AWERINZEW eine Reihe von Granulationen in der Membran, die DEFLANDRE (1932, Abb. 238) als die uns bekannte Ornamentierung deutet. BĚLÁŘ gibt für seine *Astasia laevis* (laevis = „die Glatte") eine ungestreifte KH an und PRINGSHEIM und HOVASSE (S. 505) weisen auf (die) *Distigma*-Arten hin, die glatt seien. DEFLANDRE (1932) diskutiert die Vorkommen glatter Formen von *Ph. hispidulus* (ebd., Tafel 21), und selbst glaubte ich (1942, S. 236/37) an einen *Ph. glaber*, doch hege ich neuerdings Bedenken dagegen, diese Formen wirklich als glatt anzusehen; möglicherweise hätten auch bei ihnen Streifenzeichnungen im Tuscheverfahren hervorgerufen werden können.

15. Die Annahme der Interpolation von Gyren (Spiren) geht offenbar von der Annahme eines allseits kontinuierlichen Wachstums der KH aus, bei dem die Gyren nicht gespalten, sondern neugebildet werden, und kann nicht mit der Interkalation verglichen werden, die auf diskontinuierlichem Wachstum beruht.

16. *Plakophyten* sind nach der Definition von SCHÜTT (1899, S. 636; Disk.: KÜSTER 1951, S. 532 ff.) einzellige Organismen, die allseitig umhäutet sind und deren Zelleib der Hülle dauernd anliegt, deren Membran aber aus mehreren selbständigen Stücken besteht, die miteinander verfalzt oder verkittet sein können. Da diese Bedingungen von der EKH erfüllt werden, sind die Eu. wie die plakodermen Desmidiaceen, die Dinophyceen und die Diatomeen (zuzüglich Heterokonten und Chrysophyceen) als *Plakophyten* zu betrachten. Der Umstand, daß die Gruppe der Eu. nur einen Teil starrer Formen, zum Großteil aber metabolische Formen umfaßt, kann kein Hindernis sein, sie dennoch als Plakophyten anzusprechen, denn die Flexibilität der EKH scheint hierfür nicht ausschlaggebend zu sein und auch bei den anderen plakodermen Gruppen finden sich öfter Formen, deren Plakophytencharakter nicht offen zutage liegt, sondern nur potentiell vorhanden ist (Bsp.: Heterokontenschwärmer).

17. Selbständige, durch Plasmaströmungen bewirkte Migrationen der Stigmen im Sinne der beschriebenen Bewegung können nicht als hypothetisch notwendig und daher nicht als wahrscheinlich angenommen werden. Zwar ist bekannt, daß

die Stigmen krankhafter Eu.-Zellen sich in Granula auflösen und daß diese sich in der Zelle umhertreiben können, um sich früher oder später wieder zu sammeln; von streng geregelten zirkulären Wanderungen solcher Stigmenbestandteile findet sich in der Literatur bisher jedoch keine Erwähnung. Lediglich bildet LEFÈVRE (1932b, S. 202, Fig. 7—10) verschiedene Teilungsstadien von *Ph. pyrum* ab, bei welchen die Tochterstigmen in sichtlich wechselnder Entfernung voneinander liegen, ohne daß diese Erscheinung auf Migration der Stigmen in unserem Sinne zurückgeführt worden wäre. KLEBS (1883, Tafel II, Fig. 31a—d) hat gleichfalls nicht vermutet, daß ein Auseinandertreten der Stigmen mit kreisenden Bewegungen dieser Organellen zusammenhänge (vgl. Abschnitt IV). Im übrigen erscheint auch das Staborgan der Peraneminen in den Abbildungen LOEFERS (1931, Tafel 16) während des Schnürungsprozesses bald medianwärts gerichtet, bald der Medianrichtung abgewandt, und es liegt nahe, hier ähnliche Verhältnisse wie bei der Stigmenwanderung zu vermuten.

18. Die von TANNREUTHER gegebenen Abbildungen stehen mit seiner Beschreibung des Vorganges in einem gewissen Widerspruch, denn eine Teilung des Zellschlundes, die Abwanderung einer seiner Hälften und der Geißel(n) ist aus den Abbildungen nicht zu erkennen, alles deutet hingegen auf eine Neuentstehung dieser Gebilde an ihrem neuen Orte hin.

19. Von Herrn Prof. PRINGSHEIM wird mir mitgeteilt, daß mit Hilfe gewisser Vorrichtungen die Tagesperiode der Eug'enen verschoben werden könne.

20. Bezüglich der Verflüssigung oder Erweichung der Membranen bei Zellteilungen im allgemeinen schließt SPEK (Arch. Entw. mechan. 1918, S. 109) auf eine große Veränderlichkeit ihrer physikalischen Eigenschaften; die Membran könnte, wie er schreibt, gerade bei der Zellteilung in einem verflüssigten Zustande, jedenfalls aber in einem solchen Zustand sein, daß der Wirkung mechanischer Faktoren bei der Zellteilung kein Hindernis bereitet wird.

21. Schon BÜTSCHLI (1883—1887, S. 753/54) hätte gern gewußt, wie die mit einer relativ so dicken und festen „Cuticula" ausgerüsteten *Phacus-* und *Lepocinclis-*Arten sich hierin verhalten.

22. Wie von früheren Autoren festgestellt wurde, schließen sich Wunden, die den Eu.-Zellen (etwa durch Anstechen) beigebracht wurden, rasch. Hierbei spielt zweifellos die je nach Art unterschiedliche Viskosität des Protoplasmas eine maßgebende Rolle; F. GÜNTHER (S. 540) vermochte nicht, bei seinen Versuchsobjekten durch Anstechen oder selbst durch Anschneiden der KH das Protoplasma zum Ausfließen zu bringen. KLEBS (1883, S. 326) quetschte unter dem Deckglase *Peranema trichophorum* zu einer ganz dünnen Platte: die Membran platzte, bei Aufhebung des Druckes schloß sie sich alsbald wieder. Demgegenüber genügte bei anderen Eugleninen, z. B. *Eu. mutabilis* SCHMITZ (CHADEFAUD 1938, S. 537) der bloße Deckglasdruck, um die Zellhülle zum Bersten zu bringen und die Zelle zu zerstören.

23. FREY-WYSSLING und MÜHLETHALER (1951) kommen auf Grund elektronenmikroskopischer Untersuchungen an Zellteilungen zu dem Ergebnis, daß beim Teilungsvorgang (vgl. auch FREY-WYSSLING 1952, S. 201; Ref. TROLL und WEBER 1953, S. 76) Mikrofibrillen der alten Zellwand eingeschmolzen werden und wiederum andere den Mikrofibrillen der neuen Zellwand entgegenwachsen, um sich mit ihnen zu verflechten. Ob und inwieweit Ähnliches bei der nicht aus Zellulose bestehenden EKH zutrifft, deren submikroskopischer Bau noch nicht erforscht ist, entzieht sich unserer Kenntnis.

24. Die Schraubensymmetrie gedrehter Körper in ihrer Anwendung auf die Verhältnisse bei Pflanzen wird unter anderem von JAEGER (1917, S. 35 und 40) behandelt. JAEGER dachte an makroskopische Gebilde (imaginäre Früchte) von 3-, 5-, 6zähliger Symmetrie (vgl. Abb. 21d), bei welchen die Spiralen an den beiden Polen zusammenkommen und enden.

25. Jeder der hypothetischen Querschnitte der Zelle läßt sich hierbei in ausgeprägten Fällen so um ein punktförmiges Symmetriezentrum drehen, daß er sich nach einer halben Umdrehung selbst deckt (Drehsymmetrie!); wird er aus den entsprechenden Querschnitten jeder der beiden Zellhälften zusammengesetzt gedacht, so erscheinen diese im Prinzip um 180° gegeneinander invertiert (Abb. 23); sie haben ein gemeinsames *punkt*förmiges Symmetriezentrum, das von allen Geraden, die einander entgegengesetzte Punkte gleicher Wertigkeit miteinander verbinden, durchlaufen wird (Abb. 21e und f). — K. und L. HÖFLER (1952, S. 98) sprechen von diagonalsymmetrisch gestellten Augenflecken bei einem Eu.-Teilungsstadium.

26. SEIFRIZ (1952, S. 144/45) vertritt den Standpunkt, daß äußerlich zwar die bilaterale Symmetrie in „höheren" Organismen die Regel sei; daß aber bei sorgfältiger Prüfung etwas wie eine Verwindung (twist) festgestellt werden könne — kurzum, daß nicht die Symmetrie, sondern die *Asymmetrie* das Prinzip der Natur sei, wenngleich die „unsymmetrische" Anordnung, die Verwindung, für gewöhnlich nicht groß sei (vgl. hierzu Abschnitt III A, 3).

27. BAKER sagt im Originalwortlaut: "The split continues posteriorly along the *median plane*."

28. *Flexionen* sind bekanntlich komplizierte Formen der einseitigen Dehnung und Zusammendrückung eines (festen) Körpers. Es geht bei ihnen sowohl um Volum- als auch um Gestaltfestigkeit. Bei der *Torsion* gehen Gestaltveränderungen ohne Kompressionen oder Dilatationen vor sich, die Moleküle des tordierten Körpers erfahren eine bloße Verschiebung gegeneinander, wobei es, wie die Physik lehrt, um Gestaltfestigkeit allein geht.

29. Auch metabole und torsionsfähige Eugleninen pflegen eine *gleichbleibende* rechts- oder linksläufige, durch Differenzierung so gewordene Spiralstreifung aufzuweisen. In der Literatur tauchen allerdings Abbildungen auf, die das Gegenteil zu beweisen scheinen; so bildete WENRICH (Tafel II—IV) dextrogyre, sinistrogyre und longitudinal (indifferent) gestreifte Zellen von *Euglenamorpha* ab. Es dürfte sich hierbei vermutlich nur um metabolisch-systrophisch bedingte Variationen des Spiralisierungszustandes der Zellen gehandelt haben.

30. Solche in die Ebene längentreu abbildbaren oder abwickelbaren Flächenstücke sind, wie die Ebene und der Zylindermantel selbst, charakterisiert durch die GAUSSsche Krümmung $K = O$. Die Schraubenlinien ihrerseits gelten als geodätische Linien auf dem Zylindermantel, die sich beim Abwickeln desselben in die Ebene als Gerade abbilden. Umgekehrt gehen alle Geraden beim Aufwickeln auf den Zylindermantel in Schraubenform über, wobei ihr Steigwinkel $0^0 < \alpha < 90^0$ ist.

31. „Die Schraubenbewegung entsteht dadurch, daß sich ein Körper um eine Achse dreht, während sich die Achse selbst in ihrer Richtung verschiebt. Damit ein Körper eine Schraubenbewegung ausführt, muß er längs einer Achse geradlinig verschoben werden können, und ein Punkt außerhalb muß eine Führung auf einer Schraubenlinie haben" (aus GRIMSEHL-TOMASCHEK). — Dieser, *für beide Partner gemeinsame Punkt*, der gleichzeitig der „Führung" der gegenseitigen Bewegung dient, ist, so meine ich, im Falle der Längsteilung einer Euglenine in dem jeweiligen Teilungsknotenpunkt Y gegeben und ich vermute in ihm einen „Rollungspunkt" im Sinne REULEAUX' (1875, S. 87), dessen Untersuchungen sich auf alle bewegten Körper im All beziehen. — Es ist zu erkennen, daß es sich hier um eine *Relation* handeln müsse; denn es bleibt im Resultat gleichgültig, ob der besagte Punkt feststeht und die beiden einander benachbarten Körper vermöge ihrer Spiralstruktur an ihm spiralig rotierend sich verschieben, oder ob die Teilungspartner feststehen bzw. sich am Orte drehen und nur der Punkt eine geradlinig fortschreitende Bewegung ausführt.

Literatur.

Die mit * bezeichneten Arbeiten waren bis zum Abschluß des Manuskriptes nur auszugsweise zugänglich.

ALLEGRE, C. F., and TH. L. JAHN: A survey of the genus *Phacus* DUJ. Trans. Amer. Microsc. Soc. **62**, 233—244 (1943). — BACHRACH, M., et M. LEFÈVRE: Modifications du test des Euglènes et de la carapace des Diatomées. Rev. Alg. **7**, 186 bis 188 (1934). — BAKER, W. B.: Studies on the life history of *Euglena*. I. *Euglena agilis* CARTER. Biol. Bull. **51**, 321—362 (1926). — BARG, T.: Beiträge zur Cytomorphologie der Desmidiaceen. Arch. Protistenkde **95**, 391—432 (1942). — BĚLÁŘ, K.: Protozoenstudien I. Arch. Protistenkde **36**, 13—51 (1916). — BOLD, H. C.: Cytology of Algae. In SMITH's Manual of Phycology, S. 203—227 (Bibliogr.). Waltham, Mass. 1951. — BOURRELLY, P.: *Euglena Chadefaudii*, une nouvelle espèce d'Euglène viridoïde. Bull. Soc. bot. France **98**, 143—145 (1951). — BRESSLAU, E.: Die Gelatinierbarkeit des Protoplasmas als Grundlage eines Verfahrens usw. Arch. Protistenkde **43** (1921a). — Die experimentelle Erzeugung von Hüllen bei Infusorien usw. Naturwiss. **9**, 57—62 (1921b). — BRETSCHNEIDER, L. H.: Über den feineren Bau von *Phacus costata* CONR. Arch. Protistenkde **53**, 131—134 (1925). — * BROWN, V. E.: Cytology and binary fission of *Peranema*. Quart. J. Microsc. Sci., N. s. **73**, 403—419 (1930). — BÜTSCHLI, O.: Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten usw. Z. wiss. Zool. **30**, 205—281 (1878). — *Mastigophora*. In BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. I, Abt. 2. 1883—1887. — * CARTER: Notes on the Freshwater Infusoria of the Island of Bombay. Ann. Mag. Nat. Hist., II. s., **18** (1856). — * CASTLE, E. S.: The spiral growth of single cells. Science (Lancaster, Pa.) N. s. **80**, 363 (1934). — CHADEFAUD, M.: Les corps mucifères et les trichocystes des Eugléniens et des Chloromonadines. Bull. Soc. bot. France **81**, 106—110 (1934). — Protistes trichocystifères ou Protogastraeades. Ann. Prot. **5**, 323—341 (1936). — Anatomie comparée des Eugléniens. Le Botaniste, Sér. **28**, 85—185 (1937). — Les caractères morphologiques d'*Euglena mutabilis* SCHMITZ etc. Bull. Soc. bot. France **85**, 534—545 (1938). — CLAPARÈDE, E., et J. LACHMANN: Étude sur les infusoires et les rhizopodes, Bd. 2. Genf 1860/61. — COHN, F.: Beiträge zur Kenntnis der Infusorien. Über die Cuticula der Infusorien. Z. wiss. Zool. **5**, 420—424 (1854). — CONRAD, W.: Matériaux pour une Monographie du genre *Lepocinclis*. Arch. Protistenkde **82**, 203—249 (1934). — Étude systématique du genre *Lepocinclis* PERTY. Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg. **1935**. — Flagellates du „Vieil escaut" à Bornem. Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg. **18**, Nr 37, Notes protistol. XXVII, 1—29 (1942). — Description de quelques *Phacus* nouveaux. Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg. **19**, Nr 6, Notes protistol. XXVIII, 1—29 (1943a). Remarques sur le genre *Phacus*. Mém. Mus. roy. Hist. nat. Belg., **19**, Nr. 33, Notes protistol. XXIX, 1—16 (1943b). — DALQ, A.: Les données expérimentales relatives au mécanisme de la division cellulaire. Biol. Rev. **3** (3), 179—207 (1928). — DANGEARD, P.: L'appareil mucifère et le vacuome chez les Euglènes. Ann. Prot. **1**, 69—74 (1928). — Traîté d'Algologie. Paris 1933. — DANGEARD, P.-A.: Recherches sur les *Cryptomonadinae* et les *Euglenae*. Le Botaniste **1**, 1—38 (1889). — Recherches sur les Eugléniens. Le Botaniste 8, 7—370 (1902). — Études sur le développement et la structure des organismes inférieurs. Le Botaniste, XI. s., **1910**, 1—311. — DEFLANDRE, G.: Emploi de la nigrosine dans l'étude des algues inférieures. Bull. Soc. bot. France **70**, 738—791 (1923). — Sur la structure de la membrane chez quelques *Phacus*. Ann. Prot. **3**, 41—43 (1931). — Contribution à la connaissance des Flagellés libres. I. Ann. Prot. **3**, 219—239 (1932). — DELAGE, Y., et E. HÉROUARD: Traîté de Zoologie Concrète, Bd. I. Paris 1896. — DUJARDIN, F.: Histoire Naturelle des Zoophytes. Paris 1841. — EHRENBERG, C. G.: Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Berlin 1838. — FREY-

WYSSLING, A.: Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas (Submicroscopic Morphology of Protoplasm and its Derivatives). Berlin 1938; New York-Amsterdam-Brüssel-London 1948; Amsterdam 1953. — Deformation and Flow in Biological Systems (Deformation of plant cell walls). Amsterdam 1952. — Growth of plant cell walls. Symposia Soc. of Exper. Biol. **6**, 320—328 (1952). — FREY-WYSSLING, A., u. K. MÜHLETHALER: Der submikroskopische Feinbau von Chitinzellwänden. Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich **95**, 45—52 (1950) (Bibl.). — Die Zellteilung im Elektronenmikroskop. Mikroskopie (Wien) **6**, 28—31 (1951). — FREY-WYSSLING, A., u. H. STECHER: Das Flächenwachstum der pflanzlichen Zellwände. Experientia (Basel) **7**, 420—423 (1951). — FRITSCH, F. E.: The Structure and Reproduction of the *Algae*, Bd. I. Cambridge 1935. — GARD, M.: Recherches sur une nouvelle espèce d'Euglène (*Eu. limosa*). Bull. Soc. bot. France **69**, 184—196, 241—250, 306—313 (1922). — GEITLER, L.: Grundriß der Cytologie. Berlin 1934. — GELEI, J. v.: Der schraubige Körperbau in der Ciliatenwelt im Vergleich zu den Symmetrieverhältnissen der vielzelligen Tiere. Arch. Protistenkde **88**, 314—338 (1937). GIMESI, N.: Die Geburt von *Trachelomonas* EHRBG. Arch. Protistenkde **72**, 190 bis 197 (1930). — GOJDICS, M.: The cell morphology and division of *Euglena deses* EHRBG. Trans. Amer. Microsc. Soc. **53** (4), 299—310 (1934). — GRIMSEHL-TOMASCHEK: Lehrbuch der Physik, Bd. I, 8. Aufl. Leipzig u. Berlin 1933. — GROUPÉ, V.: Surface striations of *Euglena gracilis* revealed by electron microscopy. Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med. **64**, 401—403 (1947). — GÜNTHER, F.: Über den Bau und die Lebensweise der Euglenen usw. Arch. Protistenkde **60**, 511 bis 590 (1928). — GÜNTHER, H.: Das Schraubungsprinzip in der Natur. Biol. Zbl. **39**, 513—526 (1919). — GUILLIERMOND, A.: The Cytoplasm oft he Plant Cell. Waltham, Mass. 1941. — GURWITSCH, A.: Das Problem der Zellteilung physiologisch betrachtet. Monographien Physiol. **11** (1926). — HAASE, G.: Studien über *Euglena sanguinea*. Arch. Protistenkde **20**, 47—59 (1910). — HALL, R. P.: Morphology and binary fission of *Menoidium*. Univ. Color. Publ. Zool. **20**, 447—476 (1923). — HALL, R. P., and TH. L. JAHN: On the comparative cytology of certain Euglenoid Flagellates usw. Trans. Amer. Microsc. Soc. **48** (4), 388—405 (1929). — HALL, R. P., and W. N. POWELL: Morphology and binary fission of *Feranema trichophorum*. Biol. Bull. **54**, 36—64 (1928). — HAMBURGER, C.: Studien über *Euglena Ehrenbergii*, insbesondere über die Körperhülle. Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss. **4**, 1—22 (1911). — HÄRDTL, H.: Bau und Lebensweise einer neustonbildenden roten *Euglena*. Beih. bot. Zbl., Abt. A **53**, 606—619 (1935). — HÖFLER, K., u. L. HÖFLER: Osmoseverhalten und Nekroseformen von Eugleninen. Protoplasma (Berl.) **41**, 76—102 (1952). — * HOLLANDE, A.: Étude cytologique et biologique de quelques Flagellés libres. Arch. Zool. expér. gén. **83**, I. — HÜBNER: Euglenaceen-Flora von Stralsund. Beilage z. Progr. d. Realgymn. Stralsund, Progr.-Nr. 136. 1886. — JAEGER, F. M.: Lectures on the principle of symmetry and its applications in all natural sciences. Amsterdam 1917. — JAHN, TH. L.: The Euglenoid Flagellates. Quart. Rev. Biol. **21**, 246—274 (1946). — *Euglenophyta*. In SMITHS Manual of Phycology, S. 69—81, Waltham, Mass. 1951. — JAHN, TH. L., and FAE M. SHAWHAN: *Phacus quinquemarginatus* n. sp. Trans. Amer. Microsc. Soc. **61**, 30—32 (1942). — JÍROVEC, O.: Die Silberlinien bei einigen Flagellaten. Arch. Protistenkde **68**, 209—214 (1929). — JOHNSON, D. F.: Morphology and life history of *Colacium vesiculosum* EHRBG. Arch. Protistenkde **83**, 241—263 (1934). — KEUTEN, J.: Die Kerntheilung von *Euglena viridis* EHRBG. Z. wiss. Zool. **60**, 215—235 (1895). — * KHAWKINE, W.: Recherches biologiques sur l'*Astasia ocellata* et l'*Euglena viridis*. I. u. II. Ann. des Sci. natur. Zool. **19**, 319—376 (1886). — KLEBS, G.: Über die Organisation einiger Flagellatengruppen usw. PFEFFERS Unters. bot. Inst. Tübingen **1**, 233—262 (1883). — Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. PFEFFERS Unters. bot. Inst. Tübingen **2**,

333—418 (1886/88). — Flagellatenstudien. I. u. II. Z. wiss. Zool. **55**, 265, 353 (1892). — KLEIN, B. M.: Die Silberliniensysteme der Ciliaten, ihr Verhalten während der Teilung und Conjugation usw. Arch. Protistenkde **58**, 55—142 (1927). — Über das Silberliniensystem einiger Flagellaten. Arch. Protistenkde **72** (3), 404—419 (1930). — KOLTZOFF, N. K.: Über formbestimmende elastische Gebilde in Zellen. Biol. Zbl. **23**, 680 (1903). — KRICHENBAUER, H.: Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Gattungen *Euglena* und *Phacus*. Arch. Protistenkde **90**, 88—123 (1937). — * KÜNSTLER, J.: Recherches sur la morphologie des Flagellés. Bull. Scientif. **20** (1889). — KÜSTER, E.: Über Zonenbildung in kolloidalen Medien. Beitr. entwicklungsmechan. Anat. Pflanzen **1913**, H. 1. — Die Pflanzenzelle, 1. u. 2. Aufl. Jena 1935 u. 1951. — LACKEY, J. B.: Studies in the life histories of *Euglenida*. I. The cytology of *Entosiphon sulcatum* (DUJ.) STEIN. Arch. Protistenkde **66**, 175—200 (1929). — Studies in the life histories of *Euglenida*. III. The morphology of *Peranema trichophorum* EHRENB. Biol. Bull. **65**, 238—248 (1933). — Studies in the life histories of *Euglenida*. IV. A comparision of the structure and division of *Distigma proteus* EHRBG. and *Astasia Dangeardii* LEMM. Biol. Bull. **67**, 145—162 (1934). — LEFÈVRE, M.: De la valeur des caractères spécifiques chez quelques Eugléniens. Trav. crypt. dédiés à L. MANGUIN, S. 343—354. Paris 1931. — Recherches sur la biologie et la systématique de quelques algues obtenues en cultures. Rev. Alg. **6**, 313—334 (1932a). — Sur le déterminisme des variations morphologiques et ornamentales chez quelques Eugléniens. Ann. Prot. **3** (4), 201—207 (1932b). — Sur la structure de la membrane des Euglènes du groupe *Spirogyra*. C. r. Acad. Sci. Paris **195**, 1308—1309 (1932c). — Étude comparative du comportement de la membrane au moment de la division chez quelques algues unicellulaires. Bull. Soc. bot. France **80**, 790—797 (1933a). — Recherches sur la biologie et la systématique de quelques Eugléniens. Rev. Alg. **7**, 139—148 (1933b). — LEMMERMANN, E.: *Eugleninae*. In PASCHERS Süßwasserflora, H. 2. Jena 1913. — LOEFER, J. B.: Morphology and binary fission of *Heteronema acus*. Arch. Protistenkde. **74**, 449—470 (1931). — LWOFF, A.: Biochemistry and physiology of protozoa. I. New York 1951. — MAINX, F.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Eugleninen I. Arch. Protistenkde. **60**, 305—354 (1928). — MEYER, A.: Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. I. Jena 1920. — MITCHISON, J. M.: Cell membranes and cell division. Symposia Soc. of Exper. Biol. **6**, 105—127 (1952). — MOROFF, TH.: Beiträge zur Kenntnis einiger Flagellaten. Arch. Protistenkde **3**, 69—106 (1904). — MÜHLDORF, A.: Die Zellteilung als Plasmateilung. Wien 1951. — MÜHLETHALER, K.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Feinbau und das Wachstum der Zellmembranen in Mais- und Haferkoleoptilen. Ber. schweiz. bot. Ges. **60**, 613—628 (1950). — MÜLLER, O.: Über Achsen, Orientierungs- und Symmetrieebenen bei den Bacillariaceen. Ber. dtsch. bot. Ges. **13**, 222—234 (1895). — PERTY, M.: Zur Kenntnis kleinster Lebensformen. Bern 1852. — PFEIFFER, H. H.: Experimentelle Cytologie. Leiden 1940. — POCHMANN, A.: Synopsis der Gattung *Phacus*. Arch. Protistenkde **95**, 81—252 (1942). — PRINGSHEIM, E. G.: Über Anhäufungskulturen polysaprober Flagellaten. Arch. Protistenkde **87**, 43—96 (1936). — Über das Stigma bei farblosen Flagellaten. Cytologia, Fujii-Jub.-Bd. **1937**, 234—255. — Contributions to our knowledge of saprophytic algae and flagellata. New Phytologist **41**, 171—205 (1942). — Taxonomic problems in the *Euglenineae*. Biol. Rev. **23**, 46—61 (1948). — Methods for the cultivation of algae. In SMITH's Manual of Phycology, Appendix, S. 347—357. (Bibl.). Waltham, Mass. 1951. — Salzwasser-Eugleninen. Arch. Mikrobiol. **18**, 149—164 (1953). — Observations on some species of *Trachelomonas* grown in culture. New Phytologist **52** (2), 93—113; (3), 238—266 (1953b). — PRINGSHEIM, E. G., et R. HOVASSE: Les relations de parenté entre Astasiacées et Euglénacées. Arch. Zool. expér. gén. **86**

(8), 499—549 (1950). — Prowazek, S. v.: Die Kernteilung von *Entosiphon*. Arch. Protistenkde **2**, 325—328 (1903). — Ratcliffe, H.: Mitosis and cell division in *Euglena spirogyra*. Biol. Bull. **53**, 109—122 (1927). — Reichenow, E.: Untersuchungen an *Haematococcus pluvialis* nebst Bemerkungen über andere Flagellaten. Arb. ksl. Gesdh.amt **33** (1), 1—45 (1909). — Reuleaux, F.: Theoretische Kinematik. Braunschweig 1875. — Roskin, G., u. L. B. Levinson: Die kontraktilen und die Skelettelemente der Protozoen. Arch. Protistenkde **66**, 355—401 (1929). — Saxe, L. H.: Electron microscope observations on flagelled protozoa. Anat. Rec. **99**, 687 (1947). — Schiffner, V.: Die Existenzgründe der Zellbildung und Zellteilung, der Vererbung und Sexualität. Jena 1926. — Schiller, J.: Über *Colacium vesiculosum* Ehrenb. Österr. bot. Z. **73**, 5—**14** (1924). — Über die Vermehrung des Paramylons und über Alterserscheinungen bei Eugleninen. Österr. bot. Z. **99**, I C (4), 413—420 (1952). — Schneider, W.: Verbreitung des Tektins bei den Ciliaten. Arch. Protistenkde **72**, 482—537 (1930). — Schoch-Bodmer, H., u. P. Huber: Über Flächenwachstum, insbesondere über Fasergabelungen. Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich **94**, 188—193 (1949). — Schüssler, H.: Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Protozoenstudien. I. Über die Teilung von *Scytomonas pusilla* Stein. Arch. Protistenkde **38**, 117—125 (1918). — Schütt, F.: Centrifugales Dickenwachstum der Membran und extramembranöses Plasma. Jb. wiss. Bot. **33**, 594—690 (1899). — Schussnig, B.: Vergleichende Morphologie der niederen Pflanzen. Teil I.: Formbildung. Berlin 1938. — Handbuch der Protophytenkunde, Bd. I. Jena 1953. — Seifriz, W.: The rheological properties of protoplasm. In Frey-Wyslings Deformation and Flow in Biological Systems, S. 3—156. Amsterdam 1952. — Senn, G.: *Euglenineae*. In Engler-Prantls Natürliche Pflanzenfamilien, Teil I, Abt. 1 a, S. 173—185. 1900. — Skuja, H.: Beiträge zur Algenflora Lettlands II. Acta Horti Bot. Univ. Latv. **11/12**, 41—169 (1939). — Taxonomie des Phytoplanktons einiger Seen in Uppland, Schweden. Symbolae bot. Upsalienses, IV. s. **14**, Nr 5 (1948). — Stecher, H.: Über das Flächenwachstum der pflanzlichen Zellwände. Mikroskopie (Wien) **7**, 30—36 (1952). * Stein, F.: Der Organismus der Flagellaten. Leipzig 1878. — Steuer, A.: Über eine Euglenide (*Eutreptia*) aus dem Canale grande von Triest. Arch. Protistenkde **3**, 126—137 (1904). — Tannreuther, G. W.: Nutrition and reproduction of *Euglena*. Arch. Entw.mechan. **52**, 367—383 (1923). — Troll, W.: Allgemeine Botanik. Stuttgart 1948. — Troll, W., u. H. Weber: Morphologie. Fortschr. Bot. **14**, 16—85 (1953). — Wenrich, D. H.: Studies on *Euglenamorpha Hegneri*. Biol. Bull. **47**, 149—174 (1924). — Zumstein, H.: Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis* Klebs. Jb. wiss. Bot. **34**, 149—198 (1900).

Nachtrag.

Nach Abschluß der Korrektur liegt die Monographie von Mary Gojdics „The Genus Euglena" (Wisconsin 1953) vor, seit Lemmermann (1913) die erste vollständige systematische Übersicht über die in ihrem Artenbestand stark angewachsene Gattung, mit allgemeinem Teil und umfangreicher Bibliographie. Das Werk berührt hauptsächlich in seinem Kapitel „Pellicle and Metaboly" das im vorliegenden behandelte Stoffgebiet.

Dr. Alfred Pochmann, Botanisches Institut der Universität, München 38, Menzinger Str. 67.

Autorenverzeichnis des 42. Bandes.

Bauer, L., Zur Frage der Stoffbewegungen in der Pflanze mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung von Fluorochromen. S. 367.

Baum-Leinfellner, H., Über unifaziale Griffel und Narben. S. 452.

Bogen, H. J., Beiträge zur Physiologie der nichtosmotischen Wasseraufnahme. S. 140.

Bünsow, R., Endogene Tagesrhythmik und Photoperiodismus bei *Kalanchoë Bloßfeldiana*. S. 220.

Eifler, I. s. Guttenberg, H. v., und G. Nehring. S. 209.

Ernst, A., Die Relation Antherenstellung/Pollenkorngröße bei Blütendimorphismus und das Kompatibilitätsproblem. S. 81.

Feldmeier, I., und H. von Guttenberg, Über das Vorkommen von Wuchs- und Hemmstoffen in Samen und Keimpflanzen von Phaseolus vulgaris. S. 1.

Grube, K. H., Über den Zusammenhang von Phosphathaushalt und Photosynthese bei *Helodea densa*. S. 279.

Guttenberg, H. v. s. Feldmeier, I. S. 1.

— Eifler, I., und G. Nehring, Die Wuchsstoffe von Coleus, Cucumis und Helianthus. S. 209.

Halbsguth, W., und H.-W. Kohlenbach, Einige Versuche über die Wirkung von Heteroauxin auf die Symmetrieentwicklung der Brutkörperkeimlinge von *Marchantia polymorpha L.* S. 349.

Harder, R., Über den Einfluß der Tageslänge nach der photoperiodischen Induktion auf die Infloreszenzen von *Kalanchoë Bloßfeldiana*. S. 19.

Hoffmann, C., Weitere Beiträge zur Kenntnis der Remineralisierung des Phosphors bei Meeresalgen. S. 156.

Kandler, O., Untersuchungen über die Wirkung von 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure, α-Naphthylessigsäure, Natriumfluorid und Vitamin B_1 auf den Stoffwechsel in vitro kultivierter Maiswurzeln. S. 304.

Kohlenbach, H. W. s. Halbsguth, W. S. 349.

Montfort, C., Hochsommerliche Veränderungen des Chlorophyllspiegels bei Laubbäumen von gegensätzlichem photochemischem Reaktionstypus. S. 461.

Mothes, K., Ein Beitrag zur Assimilation N-haltiger Verbindungen durch Bäckerhefe. S. 64.

Nehring, G. s. Guttenberg, H. v., u. I. Eifler. S. 209.

Paech, K., Über gewisse noch nicht identifizierte Inhaltsstoffe höherer Pflanzen. S. 56.

Pisek, A., und E. Winkler, Die Schließbewegung der Stomata bei ökologisch verschiedenen Pflanzentypen in Abhängigkeit vom Wassersättigungszustand der Blätter und vom Licht. S. 253.

Pochmann, A., Struktur, Wachstum und Teilung der Körperhülle bei den Eugleninen. S. 478.

Renner, O., Über Oenothera hybrida mut. helix. S. 30.

Roth, I., Zur Entwicklungsgeschichte und Histogenese der Schlauchblätter von *Nepenthes*. S. 177.

Schumacher, W., Weitere Beobachtungen über das Welken ephemerer Blüten. S. 42.

Ullrich, H., Über das Quellungsverhalten von Holz als Substanz mit Ultrafilterstruktur in Abhängigkeit von Größe und Bau der Quellungsmittelmoleküle. S. 129.

Ullrich, J., Variationsstatistische Untersuchungen an Bastfasern. S. 465.

Winkler, E. s. Pisek, A. S. 253.